

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

INFLUENCE DES FLUCTUATIONS CLIMATIQUES HIVERNALES SUR LA  
DÉMOGRAPHIE DES EIDERS À DUVET (*SOMATERIA MOLLISSIMA*) :  
VARIATION INTER- ET INTRA-POPULATIONNELLE

THÈSE

PRÉSENTÉE COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DU DOCTORAT EN BIOLOGIE EXTENSIONNÉ DE  
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PAR

LORELEÏ GUÉRY

SEPTEMBRE 2017









UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI  
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

## REMERCIEMENTS

En premier lieu, je souhaiterais remercier les membres de mon jury de thèse, Pr. Jean-François Giroux, Pr. Dominique Berteaux et Dr. Lise Aubry, d'avoir accepté d'évaluer ce travail.

Ce projet de doctorat a été pour moi une véritable aventure de vie tant sur le plan professionnel que sur le plan personnel. Je commencerais donc par remercier particulièrement les personnes qui m'ont permis de la vivre pleinement sans pression ni limite, mes deux directeurs de recherche Joël Bêty et Sébastien Descamps. Merci de m'avoir donné l'opportunité de découvrir ce fascinant « Grand Nord » ainsi que ses habitants humains, ailés ou poilus, plus ou moins dangereux. Merci de toute la confiance et la liberté que vous m'avez accordées, tout en étant présents si nécessaire et avec les mots justes pour me soutenir et m'encourager. En plus de votre rigueur et votre entrain, votre façon de toujours faire ressortir le positif ont rendu nos échanges et notre travail faciles et agréables.

Je tiens ensuite à remercier mes principaux collaborateurs, responsables de jeux de données exceptionnels et sources inépuisables de connaissances. Merci à Grant Gilchrist, non seulement pour le remarquable projet « *East Bay* » et l'énorme base de données constituée depuis plus de 20 ans, mais également pour ta patience, ton sens des relations humaines à toutes épreuves, ainsi que ton incroyable capacité à rendre les choses simples. Ta façon si humaine de gérer les sciences restera pour moi une référence. Merci à Kjell Einar Erikstad et Sveinn Are Hanssen, responsables du jeu de données « Grindøya » à Tromsø, d'avoir été si disponibles. Tusen takk Sveinn Are pour ces journées de terrain, ces discussions (malgré mon anglais tatonnant au début), ces anecdotes et rigolades qui ont été pour moi une réelle source de motivation lors de

mes séjours en Norvège. Merci à Geir W. Gabrielsen, responsable des données eiders de Kongsfjorden (Svalbard), ainsi qu'à Børge Moe pour avoir partagé avec moi votre passion et votre savoir tout en douceur et pédagogie. Merci à Kevin Hodges pour son aide capitale en « tempêtologie ». Enfin, je souhaiterais chaleureusement remercier Thierry Boulinier (C.E.F.E, Montpellier), Olivier Gimenez (C.E.F.E, Montpellier), Laurianne Rouan (C.I.R.A.D, Montpellier) et Roger Pradel (C.E.F.E, Montpellier) qui m'ont apporté une aide précieuse tant méthodologique, matérielle ou financière que morale et sans qui je ne suis pas certaine que j'aurais réussi à aller jusqu'au bout.

Je remercie également tous les organismes qui m'ont accordé des subventions, prix ou bourses de mobilité, de recherche, de logistique ou d'excellence, essentiels à la réalisation de ce doctorat, notamment la Fondation de l'U.Q.A.R, EnviroNord, le FRQNT regroupement stratégique, le Centre d'Etudes Nordiques, la Leiv Eiriksson Grant, l'Arctic Field Grant, le conseil de recherche norvégien, la nature dans tous ses états et la SQEBC. Merci à toutes celles et ceux qui m'ont fait confiance et permis d'enseigner pour financer une partie de mon doctorat, en particulier Céline Devaux (Faculté des Sciences de Montpellier), Joël Bêty (U.Q.A.R), Geneviève Allard (U.Q.A.R) et Roselyne Escarras (Carrefour des Sciences et des technologies de l'Est du Québec).

Mon temps s'est principalement partagé entre le travail de bureau, au sein d'équipes de recherche au Québec, en Norvège et en France et le « terrain » dans l'Arctique Canadien, au nord de la Norvège et au Svalbard. J'ai donc rencontré de nombreuses personnes que je ne pourrais pas toutes nommer mais que je souhaiterais aujourd'hui remercier pour leur aide, confiance, soutien, conversation et tout l'enrichissement professionnel et personnel qu'elles ont pu m'apporter. Particulièrement, je voudrais remercier mes collègues et amis rencontrés à Rimouski au Québec. La coloc « Drewitt » de Pointe-au-Père, le Bien le Malt, le Moussoneur et le Bercaïl auront été nos repères empreints de nos fous rires, nos larmes, nos débats scientifiques très

sérieux ou un peu moins, nos coups de gueule, nos danses traditionnelles et de tous les bons moments en votre compagnie. Merci à Nicolas Casajus, Camille Morin, Catherine Doucet, William Gaudry, Marie Leroyer, Pierre Legagneux, Clément Chevallier, Julie Politi, Marine et Mikaël Jaffre, Alexandre Puisais, Mathilde Couturier, Marion Chevrinais, Marie-Jeanne Rioux, Hedvig Nenzén et tous les autres. Sans vous, nos week-ends, randos et soirées, la vie à Rimouski dans le B-008 du sous-sol de l'aile B de l'U.Q.A.R aurait été bien fade. Un énorme merci également à tous mes compagnons de terrain. Merci à Eloïse Girard, Jennifer Provencher, Nik Clyde, Christopher Baird, Rian Dickson, Oliver Love, Holly Hennin, Christie MacDonald, Mike Janssen et à tous les membres de l'équipe East-Bay 2013 d'avoir permis que notre aventure dans l'Arctique Canadien reste à jamais unique et fantastique. Merci à Rick Ludkin, Saga Svavarsdóttir, Ludovik Jolicœur, Delphin Ruché, Cindy Cornet et tous les autres « Svalbardiens » pour ces merveilleux moments entre travail et plaisir au Spitzberg.

Enfin, je souhaiterais remercier mes ami(e)s et ma famille. Tout d'abord, mes plus chères collègues devenues mes plus proches amies, Sandra Lai et Frankie Jean-Gagnon. Sandra, tu as été à mes côtés pour braver le nord norvégien, pour me réintroduire en douceur dans la civilisation après des mois de terrain, pour me soutenir, me rassurer, me remonter le moral, pour tous ces moments québécois, norvégiens, parisiens et montpellierains, ces conversations entre filles et même pour mon premier achat au 1248 ! La liste serait longue alors merci pour tout. Frankie, sans toi comment aurais-je pu dompter « Charlie »? Tu as été ma partenaire de « chasse » aux ours polaires (bien plus efficace entre filles), mon soutien dans ces moments difficiles en milieux éloignés autant que dans la vie de tous les jours, une bouffée d'air frais à chacune de nos longues conversations skype. Mille mercis. Merci à Isabelle et dédicace à Bozo, Pépita, Quick et Mya, parce que la pause thé-chat est un remède infallible à tous les maux ! Merci évidemment à ma Chizé team, Dédé, Lo bis, Etienne, Claire, Guillaume, Tom, Lélène et Ronan. Pour vous, nul besoin de

mots... Pour ces deux dernières années au C.E.F.E, comment ne pas remercier ceux qui me sont chers, merci Laeti, Bast, Fédé, Sarah, Julie, Gilles, les Charlotte, Louise, Raluca, Nina, Valentin et tou(te)s les autres!

Merci à ma famille, tout d'abord à mes parents qui ont toujours été fiers et présents pour moi et qui m'ont toujours soutenue dans tous les choix plus ou moins fous que j'ai pu faire; à mon « petit » frère, avec qui j'attends impatiemment notre prochaine discussion sur les trilobites et à ma petite sœur, mon rayon de soleil, je vous dédie tous ces voyages; à mes grand-parents qui ont toujours suivi mes aventures avec grand intérêt; à tonton, marraine et clapouillette. Le meilleur pour la fin, merci à mon chéri, merci Romain d'avoir supporté cette « fin » de thèse qui n'était pas la tienne, merci de tout partager à mes côtés, de m'aider à déconnecter du travail et de me surprendre chaque jour.





## TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	XIII
LISTE DES TABLEAUX.....	XIX
LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES .....	XXIII
RÉSUMÉ.....	XXVII
INTRODUCTION.....	1
0.1 Cadre théorique .....	1
0.1.1 Définitions .....	1
0.1.2 Influence du climat sur les populations .....	4
0.1.3 Variations dans la réponse démographique et dynamique des populations ..	9
0.2 Modèle d'étude, variables climatiques et problématiques de l'étude .....	12
0.2.1 L'eider à duvet.....	12
0.2.2 Populations étudiées .....	19
0.2.3 Variables climatiques et météorologiques hivernales .....	23
0.2.4 Problématiques et objectifs de l'étude.....	26
0.3 Méthodologie générale.....	34
0.3.1 Modèles de Capture-Marquage-Recapture (CMR) et modèles de mélange	34
0.3.2 Définition des aires d'hivernage.....	36
0.3.3 Les cyclones extra-tropicaux hivernaux .....	37
0.4 Plan de la thèse.....	39
CHAPITRE I	
HIDDEN SURVIVAL HETEROGENEITY OF THREE COMMON EIDER	
POPULATIONS IN RESPONSE TO CLIMATE FLUCTUATIONS .....	45
1.1 Résumé.....	46
1.2 Abstract .....	48



1.3	Introduction .....	50
1.4	Materials and methods .....	53
1.4.1	Study sites and eider populations .....	53
1.4.2	Winter North Atlantic Oscillation .....	56
1.4.3	Mark-recapture modelling procedure .....	56
1.5	Results .....	64
1.5.1	Heterogeneity between populations in the response to winter NAO.....	64
1.5.2	Heterogeneity between eiders of the same population in their response to winter NAO .....	65
1.6	Discussion .....	67
1.6.1	Heterogeneity between populations response to winter NAO.....	67
1.6.2	Heterogeneity among eiders of the same population in their response to winter NAO .....	69
1.7	Conclusion.....	71
1.8	Acknowledgements .....	72

## CHAPITRE II

WINTER EXTRA-TROPICAL CYCLONES INFLUENCE SEABIRD SURVIVAL: VARIATION BETWEEN AND WITHIN COMMON EIDER POPULATIONS.....		75
2.1	Résumé .....	76
2.2	Abstract .....	78
2.3	Introduction .....	79
2.4	Materials and methods .....	84
2.4.1	Study species and populations .....	84
2.4.2	Wintering areas definition .....	86
2.4.3	Variables considered.....	87
2.4.4	Mark-recapture modelling procedure .....	91
2.5	Results .....	93
2.5.1	Relationships between winter storms and eider survival.....	95
2.5.2	Comparison between winter storms and North Atlantic Oscillation.....	98
2.6	Discussion .....	100

2.6.1 Effect of winter NAO and ETC .....	100
2.6.2 Climatic fluctuations affect survival of a long-lived species .....	101
2.6.3 Effect of extreme events on survival .....	101
2.6.4 Direct impact of winter ETCs versus indirect impact of their extremes on survival .....	102
2.6.5 Contrasted effect of winter ETCs activity between and within eiders populations: a “climatic shelter” effect? .....	103
2.6.6 Conclusion .....	105
2.7 Acknowledgements .....	106
 CHAPITRE III .....	 109
POST-HOC ANALYSIS OF CAPTURE-RECAPTURE ESTIMATES IN PRACTICE .....	109
3.1 Résumé .....	110
3.2 Summary .....	111
3.3 Introduction .....	112
3.4 Pre-requisites .....	115
3.4.1 About transformations (link functions): logit or multinomial logit? .....	115
3.4.2 Obtaining the VC matrix with the delta method .....	118
3.5 Mean comparison of demographic estimates with integrated covariates .....	122
3.6 Test of a non-integrated covariate .....	126
3.7 Conclusion .....	130
3.8 Acknowledgements .....	131
 CHAPITRE IV .....	 135
CONCLUSION .....	135
4.1 Originalité et importance de l'étude .....	135
4.1.1 Discussion des principaux résultats .....	135
4.1.2 Originalité et importance des données de l'étude .....	141
4.2 Implications et perspectives .....	144
4.2.1 Au niveau de la dynamique de population .....	144
4.2.2 Au niveau de la réponse à la variabilité climatique .....	145

4.2.3 Au niveau de la méthodologie .....	145
4.3 Limites de l'étude.....	146
4.3.1 Hétérogénéité cachée et modèle de mélange .....	146
4.3.2 Approche corrélative .....	147
APPENDICE A.....	151
APPENDICE B .....	159
APPENDICE C .....	183
APPENDICE D .....	197
RÉFÉRENCES.....	I





## LISTE DES FIGURES

Figure	Page
0.1 Schématisation simplifiée de la dynamique d'une population. L'effectif total (N) de la population varie en fonction des « entrées » et des « sorties » des individus dans la population (encadré grisé). .....	2
0.2 Carte des aires de reproduction estivales (en marron) et d'hivernage (en orange) des eiders à duvet (Issue de BirdLife International, 2016). .....	15
0.3 Représentation schématique des effets observés des températures hivernale et printanière sur les eiders à duvet (Robertson & Gilchrist 1998; Lehikoinen, Kilpi & Öst 2006; Jonsson <i>et al.</i> 2009; D'Alba, Monaghan & Nager 2010; Descamps <i>et al.</i> 2010; Love <i>et al.</i> 2010). Les couleurs correspondent au schéma de la figure 2 avec en jaune : conditions climatiques, en vert : ressource alimentaire, en bleu : démographie et en rouge : allocation des ressources. ....	18
0.4 Représentation graphique des noyaux de densité de probabilité ( <i>Kernel</i> en anglais) de présence des eiders à duvet sur chacune de leur aire de distribution hivernale (sud-ouest du Groenland/côte atlantique sud du Canada ou Islande/nord de la Norvège pour les femelles nichant respectivement dans l'Arctique canadien et au Svalbard). La situation géographique des lieux de reproduction des populations étudiées est indiquée par des étoiles jaunes pour les deux populations arctiques (East Bay, île de Southampton, Nunavut, Canada et Prins Heinrich, Kongsfjorden, Svalbard) et une étoile rouge pour la subarctique (Grindøya, Tromsø, Norvège). ....	21
0.5 Indice hivernal (décembre à mars) de l'O.A.N (ou NAO en anglais) basé sur la différence de la pression au niveau de la mer normalisée entre Lisbonne, Portugal et Stykkisholmur/Reykjavik, Islande depuis 1864. ....	24
0.6 Représentation schématique du lien de l'O.A.N avec les trois principales variables météorologiques locales, les températures, les précipitations et l'activité de tempêtes, en fonction de ses phases négatives (à gauche) et positives (à droite). Le rouge indique des anomalies chaudes, le bleu les froides et le orange les conditions sèches (Dr Martin Visbeck, <a href="http://www.ldeo.columbia.edu/~visbeck">http://www.ldeo.columbia.edu/~visbeck</a> ). ....	25

0.7	Distribution de la vitesse des vents ( $\text{m.s}^{-1}$ ) des cyclones extra-tropicaux en Islande. La ligne rouge représente le 95 <sup>e</sup> centile, c'est-à-dire que 95 % des observations se situent en deçà. ....	39
1.1	Approximate winter (Dec-Mar) distribution (ellipses) of female Common eiders breeding in Canada (black star), Svalbard (grey star) and northern Norway (white star) islands. Note that winter distribution of some birds breeding in Svalbard and those breeding in northern Norway partly overlapped in winter in northern Norway. Black dots showed the winter locations of 26 females marked in Canada (East Bay) and tracked with satellite transmitters. ....	55
1.2	Survival probabilities ( $\pm\text{SE}$ ) of eiders breeding in a) Canada b) Svalbard and c) northern Norway from the time dependent models (dashed line; respectively models $\phi_t p_{h+t}$ , $\phi_t p_{h+t}$ and $\phi_t p_t$ ; TableS2 AppendixS1) and winter NAO models with a two-years time lag (solid line; northern Norway; model $\phi(\text{NAO2})$ ; Tableau 1.2) and without time lag (solid line; Canada and Svalbard; model $\phi(\text{NAO})$ ; Tableau 1.2). ....	64
1.3	Survival estimates ( $\pm\text{SE}$ ) of adult females breeding in the Canadian Arctic (y-axis) from the time dependent model with heterogeneity (isolated points; model $\phi_{h,t} p_{h+t}$ ; TableS2 AppendixS1) and predicted lines from the winter NAO model with heterogeneity (model $\phi(h*\text{NAO})$ ; Tableau 1.2) as a function of the standardized winter NAO without time lag (x- axis). Group H1 estimates are in grey and group H2 estimates in black. No estimate of SE is provided by program E-SURGE for points on the boundary. ....	66
2.1	Summary diagram of winter North Atlantic Oscillation (NAO) effect (dark grey box; Guéry <i>et al.</i> 2017) and local winter extra-tropical cyclones (ETC) effect (light grey box) on female eider survival depending on their breeding population in blue and their wintering areas in red. “AC” stands for Atlantic Canada. Due to a lack of data in the Svalbard population, heterogeneity could not be tested (?). * For the Svalbard population, relations between survival and winter variables were given for the whole population (no individual heterogeneity). “ETC relative activity” means ETC activity in one area relatively to the others. ....	83
2.2	Grid cells corresponding to winter (December to March) distribution (home range Kernel core, see methods) of female Common eiders breeding in Canada (A) and wintering either in west Greenland or in southern Atlantic Canada, breeding in Svalbard (B) and wintering in Iceland and northern Norway. Resident eiders breeding near Tromsø (C) wintered in the vicinity of the island. ....	86

- 2.3 Schematic of winter extra-tropical cyclones (ETC) variables extraction. Black lines (A, B, C and D) are examples of ETC tracks. The light grey ellipse is an example of eider wintering area with the land part masked in white. Black circles are ETC buffer regions, i.e. a 6-degree geodesic radius cap centred on the ETCs, at different time (e.g. time “1” to “3” for the ETC track “C”). Parts in dark grey represent the ETC regions overlapping with the wintering area used to extract the winter ETC variables. For example, ETC corresponding to track B would be included in the number of ETC and if the numbers 1 to 3 referred to days, the duration of the ETC corresponding to track C is one day..... 89
- 2.4 For female eiders breeding in the Canadian Arctic, influence of the standardized number of winter extra-tropical cyclones (ETC) without time lag in southern Atlantic Canada (x- axis) on adult survival estimates ( $\pm$ SE; y-axis) from the group H2 of the time dependent model with heterogeneity (isolated points; model  $\phi_s p_{h+time}$ ). The line represents predicted survival estimates from the number of winter storms in AC model with heterogeneity ( $\phi(1_{time}, 2_{NbStorm\_AC})$ ; Tableau 2.2). ..... 96
- 2.5 For female eiders breeding in Svalbard, influence of the standardized maximum (max) wind speed of winter storms with a two-years lag (L2) in Norway (No; x- axis) on adult survival estimates ( $\pm$ SE; y-axis) from the time dependent model with heterogeneity (isolated points; model  $\phi_{(time)p_t}$ ). The line represents predicted survival estimates from the model with survival constraint with the maximum wind speed of winter storms with a two-year lag in model ( $\phi_{(MaxWind\_L2\_No)}$ ; Tableau 2.2). ..... 97
- 2.6 For female eiders breeding and wintering in Northern Norway, influence of the standardized maximum (max) wind speed of the strongest winter ETC with a one-year lag in Northern Norway (x- axis) on adult survival estimates ( $\pm$ SE; y-axis) from the time dependent model (isolated points; model  $\phi_{(time)p_{h+t}}$ ; Tableau 2.2). The line represents predicted survival estimates from the model ( $\phi_{(MaxWind\_L1\_Nno)}$ ; Tableau 2.2) with survival constraint by the covariate. .... 98
- 4.1 Schéma récapitulatif des potentiels mécanismes expliquant les relations entre la survie des eiders et l’O.A.N hivernale et les C.E.T hivernaux. Par exemple, l’effet de la diminution de l’abondance ou de la qualité des ressources peut être directement du aux C.E.Ts extrêmes qui les détruisent ou les déplacent et indirect via la diminution de la productivité primaire (Fujii & Yamanaka 2008) ou le ralentissement de la croissance des moules (Sukhotin et al. 2006); a : Sarafanov (2009); b : Sorteberg, Kvamstø and Byrkjedal (2005); c : Braby and Somero (2006), Brenko and Calabrese (1969); d : Reusch and Chapman



	(1995), Carrington (2002b); Carrington et al. (2009); e : Fujii and Yamanaka (2008); f : Ebeling, Laur and Rowley (1985); g : Berge et al. (2005) .....	138
C.1	Correlations between winter North Atlantic Oscillation (NAO) and local winter ETC-related variables in southern Atlantic Canada (sAC), one of the wintering areas of eiders breeding in the Canadian Arctic (East Bay: EB; 1996-2014).....	185
C.2	Correlations between one-year lagged (L1) winter North Atlantic Oscillation (NAO) and local winter ETC-related variables in Greenland (G), one of the wintering areas of eiders breeding in the Canadian Arctic (East Bay: EB; 1996-2014).....	186
C.3	Correlations between two-years lagged (L2) winter North Atlantic Oscillation (NAO) and local winter ETC-related variables in Greenland (G), one of the wintering areas of eiders breeding in the Canadian Arctic (East Bay: EB; 1996-2014). ....	187
C.4	Correlations between one-year lagged (L1) winter North Atlantic Oscillation (NAO) and local winter ETC-related variables in Iceland (I), one of the wintering areas of eiders breeding in Svalbard (Prins Heinrich: PH; 1999-2014). ....	188
C.5	Correlations between two-years lagged (L2) winter North Atlantic Oscillation (NAO) and local winter ETC-related variables in Iceland (I), one of the wintering areas of eiders breeding in Svalbard (Prins Heinrich: PH; 1999-2014).....	189
C.6	Correlations between one-year lagged (L1) winter North Atlantic Oscillation (NAO) and local winter ETC-related variables Norway (No), one of the wintering areas of eiders breeding in Svalbard (Prins Heinrich: PH; 1999-2014). ....	190
C.7	Correlations between two-years lagged (L2) winter North Atlantic Oscillation (NAO) and local winter ETC-related variables Norway (No), one of the wintering areas of eiders breeding in Svalbard (Prins Heinrich: PH; 1999-2014).....	191
C.8	Correlations between one-year lagged (L1) winter North Atlantic Oscillation (NAO) and local winter ETC-related variables in Northern Norway (Nno), wintering area of eiders resident in Northern Norway (Grindøya: G; 1985-2014). ....	192
C.9	Correlations between two-years lagged (L2) winter North Atlantic Oscillation (NAO) and local winter ETC-related variables in Northern Norway (Nno), wintering area of eiders resident in Northern Norway (Grindøya: G; 1985-2014). ....	193





## LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
0.1 Principaux patrons de téléconnexions dans l'hémisphère Nord (Tableau adapté de Mesquita <i>et al.</i> (2015) montrant les noms et les acronymes, si disponibles, des principaux modes de variabilité climatique de l'hémisphère Nord et leur occurrence saisonnière). ....	4
0.2 Principales données récoltées dans les différentes colonies étudiées. ....	20
1.1 Changes in winter (December-March) environmental variables on Common eider wintering grounds associated with an increase of 1 unit in the winter NAO. Eiders nesting in the Canadian Arctic (East Bay) migrate to their wintering areas located in southwest Greenland, Labrador, Newfoundland or Gulf of St-Lawrence. Birds nesting in Svalbard (Prins Heinrich) migrate and spend the winter either in northern Iceland or in northern Norway. Finally, eiders nesting in northern Norway (Grindøya) are resident and winter in the vicinity of their breeding site. Storm activity stands for mean storm track anomalies expressed in terms of amplitude (gpm: geopotential meters = $m^2.s^{-2}$ ). ....	52
1.2 Analysis of deviance (ANODEV) results of the effect of winter NAO without or with time lag of one (NAO1), two (NAO2) or three (NAO3) years on female adult survival ( $\phi$ ) of Common eider breeding in Canada (East Bay 1996-2013), Svalbard (Prins Heinrich 1999-2013) or northern Norway (Grindøya 1985-2013). Due to a lack of data for Prins Heinrich (see above), two groups of heterogeneity were considered only for Grindøya and East Bay, additively (e.g. h+NAO) or in interaction (e.g. h*NAO) with the covariate. 'np' is the number of parameters. ....	58
2.1 Descriptive statistics of winter ETCs activity variables (mean $\pm$ SE (min-max)) for each wintering area from December to March. "95th" is the 95th percentile threshold of local wind speed distribution (m.s-1). ....	81
2.2 Analysis of deviance (ANODEV) results of the effect of winter ETC activity without or with time lag of one (L1) or two (L2) years on female adult survival ( $\phi$ ) of Common eider breeding in Canada (East Bay 1996-2014), in Svalbard (Prins Heinrich 1999-2014) and in northern Norway (Grindøya 1985-2014). Variables from each wintering area (G for western Greenland,	

	sAC for southern Atlantic Canada, I for Iceland, No for Norway and Nno for northern Norway) were tested either on each class separately (at East Bay: 1 stands for the group H1 wintering potentially in Greenland and 2 for the group H2 potentially in AC), on both in interaction (h) or without heterogeneity.....	93
3.1	Rules for calculating derivatives of several link functions and their inverse used in CMR analyses. $\theta$ is any biological parameter (e.g. survival rate or density estimate) and $\beta$ a mathematical parameter. Some of these derivatives are needed in the approximation of variance using the delta method. Logit, arcsin, log-log and complementary log-log link functions constrain parameters to the interval $[0, 1]$ , whereas identity and log link functions do not....	121
3.2	Variance-covariance matrix ( $V(\beta)$ ) of the mathematical parameters ( $\beta$ s). The variances are found along the diagonal of the matrix, while the off-diagonal elements are the covariances.....	123
3.3	Matrix $(\partial\theta_{g,t} \partial\lambda_{g,t})$ of the first derivatives of the biological parameters ( $\theta$ s) (in rows) with respect to $\lambda$ s (in columns) in a model where $\theta$ (e.g. survival) fluctuated over years from 1996 to 2014. For example, $\theta_{1,1}$ referred to the first survival estimate (here between 1996 and 1997) of the group 1. ....	124
3.4	Matrix $(\partial\lambda_{g,t} \partial\beta)$ of the first derivatives of the $\lambda$ s (in rows) with respect to the mathematical parameters ( $\beta$ s) (in columns) in an integrated covariate model where $\theta$ (e.g. survival) is constraint with the North Atlantic Oscillation (NAO) as annual covariate from 1996 to 2014. $g$ is the group and $t$ the time. ...	125
3.5	Matrix ( $D_\varphi$ ) of the first derivatives of the biological parameters ( $\varphi$ s) (in rows) with respect to the mathematical parameters ( $\beta$ s) (in columns). For example, $\theta_{Y1 \rightarrow Y2}$ referred to the probability of increasing clutch size by 1 from Y1 (producing 1 offspring) to Y2 (producing 2 offsprings).....	129
3.6	Variance covariance matrix $U(\gamma_X)$ of the individual mathematical parameters ( $\gamma_X$ ). ....	129
A.1	Main components of goodness-of-fit (GOF) tests for the standard time-dependent Cormack-Jolly-Seber model (CJS-model) and the time-dependent model with individual heterogeneity of detection (IDH-model) for Common eider at East Bay (1996-2013), Prins Heinrich (1999-2013) and Grindøya (1985-2013) islands. ....	163
A.2	Results with two classes of heterogeneity of the first step of the model selection of adult survival ( $\varphi$ ) and detection ( $p$ ) probabilities in the Canadian	

	(East Bay 1996-2013) and the Norwegian (Grindøya 1985-2013) and Svalbard (Prins Heinrich 1999-2013) populations of Common eiders. Each parameter can depend on time (t), heterogeneity class (h) and/or transient effect, with interaction (*), additive (+) or constant (.) effects. c is the overdispersion coefficient. ....	164
A.3	PTT-wearing female wintering areas, number of recaptures and the probability of being in the heterogeneity class H1 conditional on their history. Probabilities > 0.80 or < 0.20 are in bold. ....	166
A.4	Comparison of demographic rates from Common eider females breeding on East Bay Island depending on their heterogeneity class (H1 or H2). ....	166
A.5	Results with three classes of heterogeneity of the first step of the model selection of adult survival ( $\phi$ ) and detection (p) probabilities in the Canadian (East Bay 1996-2013) of Common eiders. Each parameter can depend on time (t), heterogeneity class (h), with interaction (*), additive (+) or constant (.) effects. c is the over-dispersion coefficient. ....	167
A.6	Structure description and comparison of models with heterogeneity. They incorporate a two-class mixture (two hidden groups) in survival and detection with survival heterogeneity either independent or dependent from heterogeneity in detection. ....	168
C.1	Main components of goodness-of-fit (GOF) tests for the standard time-dependent Cormack-Jolly-Seber model (CJS-model) and the time-dependent model with individual heterogeneity of detection (IDH-model) for Common Eider at Grindøya (1985-2014), East Bay (1996-2014) and Prins Heinrich (1999-2014) islands. ....	183



## LISTE DES ABRÉVIATIONS, SIGLES ET ACRONYMES

AIC	<i>Akaike's Information Criterion</i> soit critère d'information d'Akaike
ANODEV	Analyse de déviance
ANOVA	Analyse de variance
CAD	<i>Canadian dollar</i> soit dollar canadien
C.E.B.C	Centre d'Études Biologiques de Chizé
C.E.F.E	Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive
C.E.P.M.M.T/ECMWF	Centre Européen de Prévisions Météorologiques à Moyen Terme / <i>European Centre for Medium-Range Weather Forecasts</i>
C.E.T/ETC	Cyclone extra-tropical / <i>Extra-tropical cyclone</i>
C.I.R.A.D	Centre de coopération International en Recherche Agronomique pour le Développement
CJS	Cormack-Jolly-Seber
CMR	<i>Capture-Mark-Recapture</i> soit Capture-marquage-recapture
C.R.S.N.G	Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada ou <i>Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada</i> (NSERC)
F.Q.R.N.T	Fonds Québécois de Recherche en Nature et Technologies



G.I.E.C/IPCC	Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat / <i>Intergovernmental Panel on Climate Change</i>
GLS	<i>Global Location Sensing</i> (Chapitre 1) ou <i>Generalized Least Square</i> (Chapitre 2)
GOF test	<i>Goodness-of-fit test</i> soit test d'ajustement
IDH-model	<i>Individual detection heterogeneity model</i> soit modèle avec hétérogénéité individuelle dans la détection
IUCN	<i>International Union for Conservation of Nature</i>
JMV	Jolly-Move
NINA	<i>Norwegian Institute for Nature Research</i> soit l'institut norvégien de recherche sur la Nature
NPI	<i>Norwegian Polar Institute</i> soit Institut polaire norvégien
O.A.N/NAO	Oscillation atlantique nord / <i>North Atlantic Oscillation</i>
OA	Oscillation arctique
U.Q.A.R	Université du Québec à Rimouski
USA	<i>United States of America</i> soit États-Unis
VC matrix	<i>Variance-covariance matrix</i> soit matrice de variance-covariance
WHOI	<i>Woods Hole Oceanographic Institution</i> soit Institut Océanographique de Woods Hole





## RÉSUMÉ

Comprendre comment les individus et les populations répondent aux variations climatiques est essentiel pour pouvoir expliquer et anticiper les changements des systèmes écologiques. À ce jour, la plupart des études portant sur l'impact des conditions climatiques sur la faune ont mis l'accent sur la réponse d'une seule population. Cependant, une hétérogénéité entre les populations d'une même espèce peut exister, ce qui pourrait nuire à notre compréhension des conséquences du changement climatique. De plus, l'hétérogénéité dans la manière dont les individus d'une même population réagissent aux fluctuations climatiques est généralement peu connue et pourrait aussi fortement influencer les effets du réchauffement global sur les populations.

Les eiders à duvet (*Somateria mollissima*) sont des canards marins connus pour être sensibles aux fluctuations climatiques. Ils se reproduisent principalement sur des petites îles de l'Arctique et des zones marines boréales. Non seulement, ils ont une répartition circumpolaire et vivent donc sous différentes conditions climatiques, mais ils font aussi l'objet d'études à long terme sur plusieurs sites à travers leur aire de répartition.

Les buts du présent projet de recherche étaient i) d'étudier et de comparer l'influence des fluctuations climatiques globales et météorologiques locales en hiver sur la démographie des eiders à duvet chez trois populations géographiquement dispersées ainsi que, ii) de tester la présence d'hétérogénéité intra-populationnelle en réponse aux fluctuations climatiques et pour cela, iii) d'adapter et d'utiliser des méthodes statistiques originales et innovantes afin de détecter des différences et de comparer des groupes d'individus entre eux.

Grâce à l'adaptation des outils statistiques les plus récents et à partir de données de différentes origines (suivis satellitaires hivernaux, suivi individuel estival à long terme et données climatiques et météorologiques), nous avons pu mettre en évidence des différences dans la réponse démographique des eiders aux variations temporelles d'un indice climatique global (Oscillation Atlantique Nord hivernale, O.A.N) et d'une variable météorologique locale (Cyclones extra-tropicaux hivernaux, C.E.Ts) peu ou pas prise en compte dans la compréhension de certains phénomènes biologiques de l'Atlantique Nord. Nous avons détecté des différences à la fois entre les populations (hétérogénéité inter-populationnelle) mais également au sein d'une population (hétérogénéité intra-populationnelle). Les différentes tactiques migratoires pourraient en partie expliquer les différences observées (les individus ne migrent pas tous au

même endroit et ne subissent pas les mêmes conditions environnementales hivernales). Les mécanismes sous-jacents à la relation entre la survie des eiders et les variables environnementales semblent aussi différer entre les trois populations, et semblent impliquer à la fois des liens directs et indirects (via les ressources alimentaires).

Par exemple, nous avons montré un lien négatif et indirect des C.E.Ts extrêmes, en termes de durée et d'amplitude, s'additionnant à un lien positif et indirect de l'O.A.N hivernal sur la survie des eiders sédentaires du Nord de la Norvège. À l'inverse, la survie des eiders migrateurs nichant au Canada et hivernant sur la côte atlantique sud du Canada est directement impactée par l'O.A.N hivernal dont l'effet semble expliqué par le nombre particulièrement élevé de C.E.Ts de cette région. En regardant de plus près les caractéristiques d'habitat des aires d'hivernage, nous proposons qu'en plus des différences d'intensité locale des C.E.Ts et des tactiques migratoires, des « abris climatiques » pourraient aussi moduler la réponse des individus aux conditions climatiques (la présence de fjords ou de montagnes procureraient un abri local aux oiseaux marins face à des conditions extrêmes).

Enfin, au cours de ces travaux, nous avons détecté un élément négligé dans la littérature scientifique quant aux détails des méthodes utilisant des estimateurs corrélés (e.g. issus du même modèle) dans des analyses statistiques *a posteriori*. En effet, la variance et la covariance de ces estimateurs doivent être prises en compte et c'est le plus souvent la méthode « delta » qui est utilisée. Cette approche régulièrement utilisée fait toutefois rarement l'objet central d'un article alors que son utilisation peut s'avérer complexe, surtout lorsque l'effet de covariables doit être testé. Nous avons donc proposé une démarche étape par étape conçue pour être facile à utiliser par les écologues et les biologistes pour i) calculer les matrices de variance-covariance d'estimateurs issus de modèles avec covariables et ii) étudier l'impact d'une covariable sur ces estimateurs corrélés dans une analyse *a posteriori* lorsque la covariable ne peut pas être directement intégrée au modèle.

Globalement, les résultats de cette thèse montrent comment les individus et les populations d'une même espèce peuvent varier dans leur réponse aux variations environnementales. Détecter l'hétérogénéité inter- et intra-populationnelle est important et demande la mise en place d'outils statistiques rigoureux comme ceux présentés dans cette étude. Prendre en compte ces hétérogénéités devrait améliorer nos prédictions futures concernant la réponse de la faune sauvage aux changements globaux.

*Mots-clés* : Arctique; Canard marin; Démographie; CMR; modèles multi-événements et de mélange; Oscillation Atlantique Nord; Cyclone Extra-Tropicaux; hétérogénéité inter- et intra-populationnelle; analyses *a posteriori*; estimateurs corrélés; covariable; événements climatiques extrêmes; météorologie; biostatistiques; tactique migratoire; états cachés;





## INTRODUCTION

Ce travail de doctorat a été réalisé dans le cadre d'un programme de recherche plus large visant à comprendre comment des stress environnementaux peuvent affecter l'aptitude phénotypique (*fitness*) individuelle et, à long terme, la persistance des populations d'oiseaux marins de l'Arctique. Plus particulièrement, cette thèse porte sur la démographie d'une espèce de sauvagine exploitée, l'eider à duvet (*Somateria mollissima*) et vise à étudier la ou les réponses démographiques de différentes populations de ce canard de mer face aux fluctuations climatiques. L'introduction de la thèse décrit d'abord le contexte théorique de l'étude, puis les différentes populations étudiées de notre modèle aviaire et présente les questions abordées, les objectifs spécifiques de l'étude et la méthodologie générale.

### 0.1 Cadre théorique

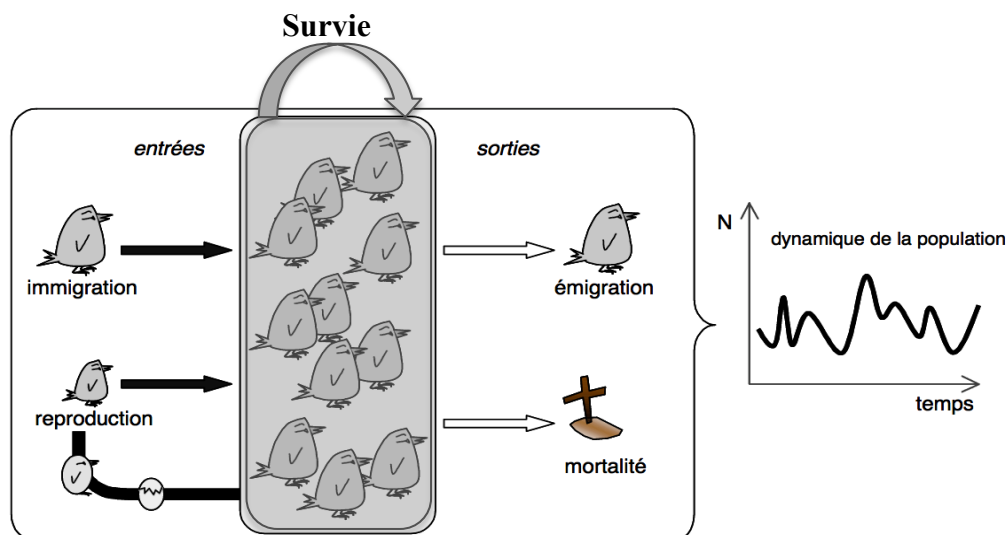
#### 0.1.1 Définitions

##### 0.1.1.1 Dynamique de population et démographie

Étudier la dynamique des populations a pour objectif la compréhension des processus conduisant à la structure et à la taille des populations au cours du temps (Begon, Harper & Townsend 1996). La taille d'une population varie temporellement en fonction des individus qui « entrent » dans la population (recrutement, immigration) et ceux qui en « sortent » (mortalité, émigration) (Figure 0.1). Plusieurs causes peuvent être à l'origine de cette variation temporelle, par exemple la prédation, la compétition entre espèces ou encore les fluctuations climatiques sur lesquelles notre étude se concentrera.



La description des variations temporelles de la dynamique d'une population repose sur l'étude de ces paramètres démographiques, comme la probabilité de survie (la probabilité de survivre entre deux pas de temps : l'individu survit et reste dans la population ou meurt et ne fait plus partie de la population), le taux de reproduction (par exemple, la probabilité de se reproduire avec succès) ou encore la probabilité d'immigrer (de rejoindre la population) ou d'émigrer (de quitter la population temporairement ou de façon permanente).



**Figure 0.1** Schématisation simplifiée de la dynamique d'une population. L'effectif total ( $N$ ) de la population varie en fonction des « entrées » et des « sorties » des individus dans la population (encadré grisé).

#### 0.1.1.2 Climat et météorologie

D'après le Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat (G.I.E.C), le climat est défini au sens strict par la description statistique de variables d'intérêt (variables de surface comme la température, les précipitations et le vent) sur des périodes de temps allant de plusieurs dizaines ou centaines de mois à plusieurs

centaines ou millions d'années (IPCC 2013). Il peut donc s'exprimer à diverses échelles d'espace (échelle locale, régionale ou globale) et de temps (au moins trente années d'après l'organisation mondiale de météorologie). En deçà de cette norme temporelle, on parle de météorologie (ou météo).

Selon les experts du G.I.E.C, le changement climatique peut être défini comme toute modification significative et durable (de quelques décennies à des millénaires) des paramètres statistiques du climat, qu'elle soit due à la variabilité naturelle ou à l'activité humaine (IPCC 2013). Par changement climatique, on entend « changement directionnel » du climat qui s'est globalement réchauffé de  $0.6 \pm 0.2$  °C en moyenne pendant le 20<sup>e</sup> siècle (Houghton 2001). Il est probable qu'un réchauffement anthropique important se soit produit au cours des 50 dernières années sur tous les continents, à l'exception de l'Antarctique (IPCC 2013). Dans l'Arctique, au cours du 20<sup>e</sup> siècle, les températures de l'air ont augmenté jusqu'à 5° C (Anisimov *et al.* 2001) et le plus récent réchauffement (de 1980 à aujourd'hui) d'une grande partie de l'Arctique est plus fort (environ 1° C / décennie) en hiver et au printemps (IPCC 2013).

Non seulement le climat se réchauffe, mais la variabilité climatique interannuelle (aussi appelée fluctuations climatiques), définie comme la variation temporelle autour de la moyenne, pourrait être croissante (Schär *et al.* 2004). En effet, d'après le G.I.E.C (2007), cette variabilité climatique, en termes d'amplitude et de fréquence des événements extrêmes, va s'accroître dans les prochaines décennies. Lorsque ces variations ont lieu à court terme, elles sont appelées fluctuations météorologiques et peuvent aussi atteindre des extrêmes. Un événement extrême individuel comme une sécheresse, une crue ou encore un cyclone, relève donc de la météorologie. Mais le changement significatif (l'augmentation en fréquence et en amplitude dans un contexte de changement climatique) sur des périodes de temps supérieures à 30 ans, et le potentiel effet cumulatif de ces événements, relèvent du climat.

Par ailleurs, une dimension spatiale s'ajoute à cette définition temporelle lors de l'étude des effets de ces variations climatiques ou météorologiques. En effet, plusieurs types de variables peuvent être utilisés pour représenter les fluctuations climatiques ou météorologiques : des variables locales mesurées à petite échelle spatiale comme la température de l'air ou de l'eau, l'étendue de la glace ou encore les précipitations, ou des variables globales sous forme d'indices climatiques à grande échelle. Ces indices représentent des modes ou patrons de variabilité, aussi appelés téléconnexions qui sont définies par la Société Météorologique Américaine comme des variations simultanées du climat et de la météo dans des régions du globe géographiquement éloignées. Ces modes de variabilité se caractérisent par une structure spatiale à large échelle et par des oscillations temporelles (Cassou & Guilyardi 2007). De nombreuses téléconnexions existent dont les plus connus sont l'Oscillation El Niño dans le Pacifique tropical et l'Oscillation Atlantique Nord (O.A.N ou *North Atlantic Oscillation*, NAO en anglais) qui dicte la variabilité climatique et météorologique de la côte est des États-Unis à la Sibérie et de l'Arctique à l'Atlantique subtropical (Hurrell *et al.* 2003; Figures 0.5 et 0.6). Par exemple, lors d'une phase positive de l'O.A.N, on observe des anomalies de sécheresse en Espagne autant qu'au sud-ouest du Groenland. Des indices composites (« *weather packages* »), i.e. combinaison linéaire de variables climatiques locales, sont aussi parfois utilisés (Stenseth & Mysterud 2005).

#### 0.1.2 Influence du climat sur les populations

Du fait du manque de données à long terme et de la complexité des mécanismes impliqués, il est généralement difficile de mettre en évidence un lien de causalité entre les changements climatiques et les bouleversements observés actuellement sur différents niveaux d'organisation biologiques (Parmesan & Yohe 2003). Toutefois, des corrélations significatives de ces changements climatiques ont été documentées à différentes échelles biologiques (McCarty 2001), en lien avec des processus écologiques et des écosystèmes (Stenseth *et al.* 2002; Walther *et al.* 2002), des

populations (Sæther *et al.* 2000; Sillett, Holmes & Sherry 2000) et leur aire de répartition (Parmesan & Yohe 2003; Root *et al.* 2003), ou bien la composition des communautés, du phytoplancton (Sagarin *et al.* 1999) aux cétacés (MacLeod *et al.* 2005). De même, la variabilité climatique interannuelle a un impact sur les systèmes écologiques en influençant les processus populationnels (Fretwell 1972; Newton 1998). De nombreuses études mettent déjà en évidence l'impact des fluctuations climatiques sur les paramètres démographiques des populations d'oiseaux marins. Par exemple, les fluctuations météorologiques locales (précipitations, températures de l'air ou de l'eau...) peuvent induire, de façon plus ou moins marquée, des variations temporelles dans leurs traits biodémographiques, comme la survie adulte (Grosbois & Thompson 2005; Jenouvrier, Barbraud & Weimerskirch 2005; Sandvik *et al.* 2005), la survie et le recrutement des jeunes (Barbraud *et al.* 2000) (Jenouvrier, Barbraud & Weimerskirch 2003; Frederiksen *et al.* 2008) ou encore le succès reproducteur (Barbraud & Weimerskirch 2001; Le Bohec *et al.* 2008; Lescroël *et al.* 2009).

#### 0.1.2.1 Théorie de la canalisation environnementale

La notion de canalisation environnementale des paramètres démographiques est définie comme la réduction de la variabilité d'un paramètre démographique via la sélection (Gibson & Wagner 2000). Les traits biodémographiques dont la variation a un fort impact sur la dynamique de population, soit la plus grande élasticité (i.e. contribution relative d'un paramètre démographique au taux de croissance de la population, Caswell (2001), devraient être canalisés contre la variabilité temporelle (Stearns 1992; Pfister 1998). Or, selon la théorie d'histoire de vie et le continuum de trait d'histoire de vie (Sæther 1988; Gaillard *et al.* 1989), la survie adulte des espèces longévives est le paramètre démographique avec la plus forte élasticité (Clobert & Lebreton 1991; Stearns 1992; Wooller, Bradley & Croxall 1992; Sæther & Bakke 2000) et devrait donc être le trait d'histoire de vie le moins affecté par la variabilité climatique (Gaillard & Yoccoz 2003).

Malgré une telle canalisation environnementale théorique de la survie adulte chez les oiseaux marins longévifs, il peut y avoir des variations de la survie dues aux variations climatiques (Sandvik *et al.* 2005). Par exemple, des « noyades » d'oiseaux de mer semblent être liées à des périodes de temps orageux (Camphuysen *et al.* 2002). De plus, chez les oiseaux en conditions naturelles, la contribution d'un trait à la variation du taux de croissance d'une population peut parfois être plus fortement influencée par sa variation temporelle que par son élasticité (Sæther & Bakke 2000). Les effets des fluctuations climatiques sur les paramètres démographiques à forte élasticité au cours du temps pourraient donc d'autant plus impacter le taux de croissance (Gaillard *et al.* 2000) et la viabilité des populations. Il apparaît donc crucial de déterminer si et comment la variation de ces paramètres peut être liée à celle du climat et de la météorologie.

#### 0.1.2.2 Effet direct ou indirect

Les espèces peuvent répondre aux changements du climat de façon directe ou indirecte. Les réponses directes sont celles liées aux facteurs environnementaux comme la température, les précipitations ou le vent qui affectent la réponse de l'organisme (ex. via la thermorégulation ou un changement de comportement). Les réponses indirectes sont celles découlant, par exemple, de modifications de la disponibilité ou l'abondance des ressources ou encore de la fréquence des épidémies de maladies causées par les changements climatiques (Harvell *et al.* 2002). Ceci peut entraîner un déclin parfois drastique des populations (Barbraud & Weimerskirch 2001) et réduire la viabilité d'une population (Jenouvrier *et al.* 2009a).

Les fluctuations climatiques peuvent avoir des effets directs sur la démographie des populations d'oiseaux marins. Par exemple, les fluctuations de l'étendue de glace de mer et de la température de surface de l'eau peuvent affecter sévèrement la date et le succès de la reproduction (Barbraud & Weimerskirch 2001; Gaston 2005) ainsi que la survie ou la proportion de reproducteurs (Jenouvrier, Barbraud & Weimerskirch

2005). De la même manière, l'Oscillation El Niño peut affecter directement la survie adulte (Chastel, Weimerskirch & Jouventin 1993) et la date de reproduction (Ottersen *et al.* 2001; Stenseth 2004). De même, les vents violents ou les fortes précipitations peuvent causer des difficultés à voler, innoder les nids ou causer des stress thermiques (Schreiber 2001).

En plus de ces causes directes de mortalité, il existe des effets indirects sur les oiseaux marins, via les effets du changement climatique sur leurs principales ressources, invertébrés marins (Fromentin & Planque 1996) et poissons (Alheit & Hagen 1997; Ottersen & Loeng 2000), qui sont de mieux en mieux documentés. Les fluctuations climatiques peuvent également altérer ou détruire l'habitat, modifier les distribution spatiale des proies ou causer une diminution de la visibilité des proies (Schreiber 2001). Ceci peut entraîner un effet indirect sur la dynamique des populations, la distribution spatiale des espèces et les relations proies-prédateurs (Ottersen *et al.* 2001; Stenseth 2004).

#### 0.1.2.3 Quelle échelle en écologie : globale ou locale ?

Les populations d'oiseaux marins sont directement soumises au climat local à travers la température, le vent, les courants ou la pluie (Ottersen *et al.* 2001). Mais bien souvent, une seule composante climatique ne suffit pas à expliquer l'impact du climat sur les populations (Remmert 1980) du fait des effets directs ou indirects et de l'interaction entre les variables. L'application d'indices climatiques réduit la variabilité spatio-temporelle complexe en de simples mesures (Stenseth *et al.* 2003). En effet, les indices climatiques globaux, proxy de conditions climatiques globales, permettent de capturer la complexité des liens entre plusieurs variables météorologiques (appelées « composition météorologique » par (Stenseth & Mysterud 2005), sur plusieurs mois (appelés « fenêtre temporelle »), sur plusieurs échelles géographiques (appelées « fenêtre spatiale »), ainsi que l'association entre le climat et les processus écologiques (Stenseth *et al.* 2003; Hallett *et al.* 2004). Ces

indices climatiques globaux peuvent donc être plus appropriés pour la comparaison de l'impact des fluctuations climatiques sur des populations vivant dans des lieux différents (Descamps *et al.* 2010).

Cependant, une limite des indices globaux réside dans la difficulté à faire un lien direct entre les mécanismes sous-jacents et la corrélation étudiée, mécanismes pourtant indispensables à la construction de simulations et de projections futures. En effet, il y a plus de quinze ans dans une synthèse sur les effets écologiques de l'O.A.N, Ottersen *et al.* (2001, p.9) avertissait déjà du risque de sur-utilisation d'un proxy sans en comprendre ses implications complètes et exprimait l'absence de véracité de la relation *proxy-ecology*, à moins qu'une explication basée sur des mécanismes ne soit fournie. L'inverse est également vrai, les populations qui ne covarient pas avec l'indice global choisi ne sont pas pour autant in affectées par le climat, pour la bonne raison que chaque téléconnexion n'est pas un proxy de la variabilité climatique dans son entièreté mais ne représente, au mieux, qu'une partie de celle-ci (Mesquita *et al.* 2015). De plus, comme on l'a mentionné, les conditions environnementales diffèrent d'une région à l'autre et leurs effets aussi pourraient potentiellement être différents. Parfois, les indices globaux pourraient alors ne plus vraiment être représentatifs du climat local (Wang *et al.* 2013). Afin de mieux comprendre les variations temporelles et géographiques de la démographie des populations, il paraît donc important de tester à la fois des variables locales et des indices climatiques globaux qui semblent apporter des réponses complémentaires.

#### 0.1.2.4 Importance de l'hiver

L'hiver est une saison critique du cycle annuel des organismes vivants, particulièrement aux pôles où les températures sont plus basses, la luminosité plus faible, les précipitations plus élevées et les ressources alimentaires plus rares, éparées ou inaccessibles (comme sous la glace). Par exemple, chez les espèces diurnes et homéothermes, la réduction de la durée du jour entraîne *de facto* une diminution du

temps d'alimentation disponible et l'abaissement des températures entraîne un surcoût à la thermorégulation, provoquant une potentielle diminution de la condition corporelle des individus (Hill *et al.* 2003). Or chez plusieurs espèces, la condition corporelle (et les réserves) en hiver est positivement corrélée avec la probabilité de survivre (Haramis *et al.* 1986; Loison, Langvatn & Solberg 1999) et donc à la dynamique et la viabilité des populations. En réponse à ces conditions climatiques ou météorologiques hivernales, on observe, par exemple, des changements de comportement (ex : migration), physiologiques (ex : constitution de réserves graisseuses; Blem 1990), biogéographiques (ex : distribution des mammifères en hibernation; Humphries, Thomas and Speakman 2002) ou à l'extrême une mortalité massive (Newton 2007). Afin de bien comprendre les facteurs hivernaux responsables des variations des paramètres démographiques, il est donc crucial de localiser les lieux d'hivernage et d'y étudier la réponse des populations aux fluctuations climatiques ou météorologiques locales.

### 0.1.3 Variations dans la réponse démographique et dynamique des populations

#### 0.1.3.1 Hétérogénéité inter-populationnelle

Pour comprendre et prédire la réponse de la faune aux changements climatiques en cours, il est nécessaire d'étudier et de prendre en compte l'hétérogénéité des réponses existant à la fois au sein et entre les populations d'une même espèce. En écologie des populations, la synchronie dans les variations d'abondance a rapidement été observée et décrite (Moran 1953) et l'auto-corrélation spatiale des variables environnementales a souvent été identifiée comme la principale cause de cette synchronie. Certaines espèces peuvent donc répondre de façon synchrone aux changements climatiques globaux sur de larges régions (Post & Forchhammer 2002; Schaub *et al.* 2016). Cependant, à l'autre extrême, des populations d'une même espèce peuvent y répondre de manière différente. Par exemple, Martínez-Jauregui *et al.* (2009) ont regardé l'effet de variables environnementales globales et locales sur la condition corporelle



des cerfs élaphe (*Cervus elaphus*). Ils concluent à l'absence de schémas généraux pour une espèce donnée à l'échelle continentale, suggérant que des connaissances détaillées sur la façon dont le climat affecte les populations locales sont nécessaires pour prédire avec succès l'impact des changements climatiques, et mettent en garde contre l'extrapolation des résultats provenant d'études localisées (Martínez-Jauregui *et al.* 2009).

Peu d'études, à ce jour, ont comparé les paramètres démographiques de plusieurs populations d'une même espèce et géographiquement dispersées. Dans une étude comparative de données publiées sur les albatros à sourcils noirs (*Thalassarche melanophris*), des différences dans la dynamique des populations et leurs paramètres démographiques au sein d'une même espèce en réponse à leur environnement sont mises en évidence (Weimerskirch 2001). Une des rares études issue du regroupement de données brutes de plusieurs sites d'études du macareux moine (*Fratercula arctica*) montre que la relation entre la survie adulte et la température de surface de l'eau diffère entre les colonies et que ces différences sont reliées aux effets différents de la température de surface de l'eau sur les principales proies de chacun des sites (Harris *et al.* 2005). Il peut donc exister de l'hétérogénéité inter-populationnelle dans la réponse aux fluctuations climatiques où les paramètres démographiques ne sont pas impactés de la même manière entre les populations d'une même espèce, pouvant également avoir des taux de croissance différents (Breton, Diamond & Kress 2006; Ratcliffe *et al.* 2008).

L'analyse des données de plusieurs sites d'études géographiquement dispersés peut faciliter la détection de relations entre les paramètres démographiques et les facteurs environnementaux, améliorer ainsi notre compréhension de la dynamique des populations et des impacts du changement climatique, et aider à identifier les mécanismes de régulation des populations (Visser *et al.* 2003; Frederiksen, Harris & Wanless 2005).

### 0.1.3.2 Hétérogénéité intra-populationnelle

En plus d'une hétérogénéité inter-populationnelle, il peut exister des différences entre les individus d'une même population, mais également des différences dans leur réponse aux fluctuations climatiques. Par exemple, lorsque les conditions environnementales sont mauvaises, la compétition pour accéder aux ressources au sein de populations hétérogènes s'intensifie et les différences d'aptitude entre les individus peuvent être exacerbées (Łomnicki 1978). Les conditions environnementales peuvent donc affecter l'hétérogénéité inter-individuelle dans la démographie (Beckerman *et al.* 2002; Cubaynes *et al.* 2011), la dynamique de la population (Gaillard *et al.* 2000; Vindenes, Engen & Sæther 2008; Kendall *et al.* 2011) ou même la stabilité de la population (Łomnicki 1978; Łomnicki 1980; Bolnick *et al.* 2003). Ces différences inter-individuelles peuvent dépendre de la qualité des individus, définie comme composante de l'hétérogénéité inter-individuelle positivement corrélée à la capacité d'adaptation (Wilson & Nussey 2010), qu'elle soit statique (d'origine génétique, Lindstrom 1999; Gaillard & Yoccoz 2003) ou dynamique (évoluant dans le temps en fonction de l'âge et de l'expérience; Forslund & Pärt 1995). L'hétérogénéité intra-populationnelle dans la réponse aux variations environnementales pourrait aussi résulter du coût de la reproduction et de son lien à ces conditions environnementales (Descamps *et al.* 2009), ou de l'âge des individus (Nevoux, Barbraud & Barbraud 2008), où, par exemple, la survie des jeunes individus serait plus impactée par les conditions environnementales (Bunce, Ward & Norman 2005). Enfin, des populations de la même espèce, autant que des individus de la même population, peuvent être caractérisées par diverses stratégies biologiques (de reproduction par exemple Schultner *et al.* 2013) et exposées à des conditions environnementales diverses. En conséquence, les individus peuvent réagir différemment aux changements des conditions environnementales, en particulier chez les espèces migratrices où les effets des conditions hivernales sur les taux vitaux et la

dynamique des populations peuvent dépendre de leur tactique migratoire (Alves *et al.* 2013). C'est sur ce dernier aspect que portera notre étude.

Parmi ces multiples sources possibles d'hétérogénéité individuelle, certaines peuvent être mesurées (ex: l'âge, la taille, l'état de reproduction) et d'autres pas (ex: fragilité dans les analyses de survie). Ces dernières ont reçu de nombreux noms: hétérogénéité latente, non observée (Cam *et al.* 2002), fragilité dans les analyses de survie (Vaupel, Manton & Stallard, 1979) ou qualité individuelle dans les études de paramètres de reproduction (Wilson & Nussey, 2010). Généralement, l'hétérogénéité non observée dans les taux vitaux (comme la survie et les taux de reproduction) concerne des différences fixes non observées entre les individus, qui restent inchangées au cours de la vie des individus (Vaupel, Manton & Stallard, 1979). L'hétérogénéité non observée produit une variance entre les individus dans leur performance démographique et ne pas la prendre en compte pourrait biaiser les estimations de survie et réduire notre capacité à expliquer et prédire la dynamique de la population.

## 0.2 Modèle d'étude, variables climatiques et problématiques de l'étude

### 0.2.1 L'eider à duvet

#### 0.2.1.1 Description

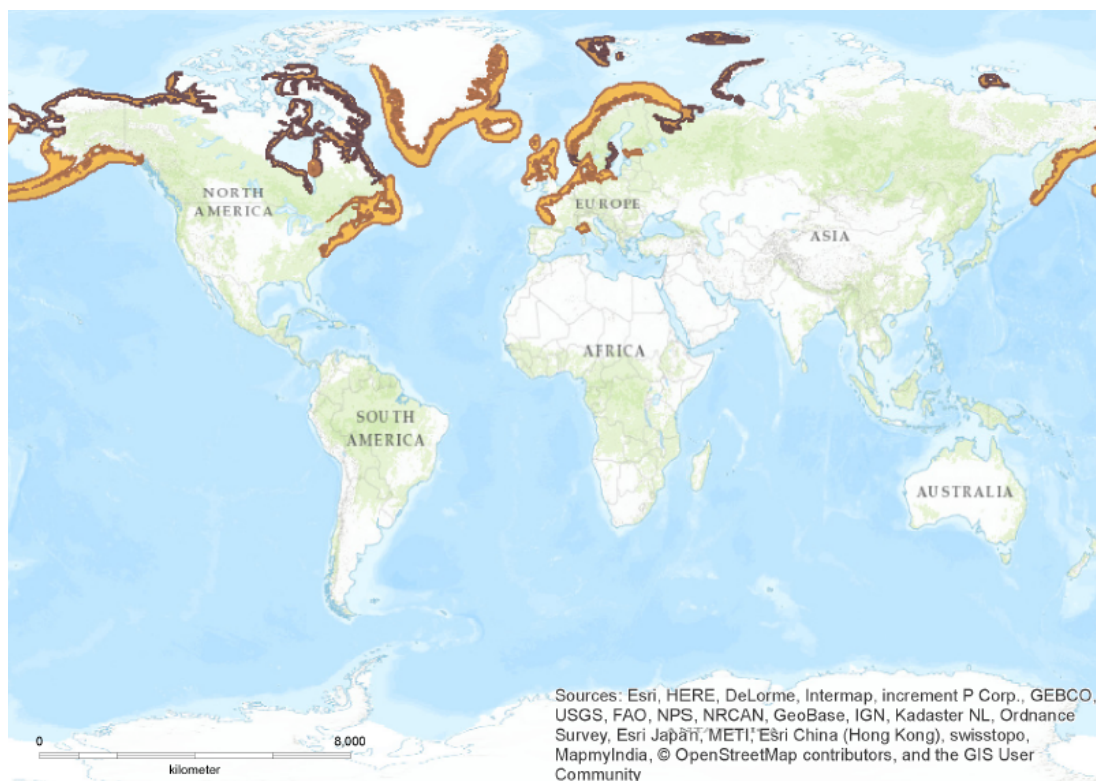
Le modèle d'étude utilisé ici est un ansériforme de la famille des anatidés : l'eider à duvet (*Somateria mollissima*), la plus grande espèce de canard de mer en Europe et en Amérique du Nord, avec un poids variant entre 1.2 et 2.8 kg et mesurant en moyenne entre 50 et 71 cm de long et 80 à 108 cm d'envergure (BirdLife International, 2016). Il est aussi le seul anatidé de l'hémisphère Nord à occuper des environnements marins tout au long de l'année, ce qui lui confère beaucoup de caractéristiques anatomiques et comportementales communes aux oiseaux marins et l'inclue maintenant dans les programmes de suivi de ces oiseaux de mer. Il existe plusieurs sous-espèces identifiées en fonction de leur localisation géographique (comme, *Somateria mollissima borealis* dans l'Arctique, *S. m. sedentaria* dans la baie d'Hudson et *S. m.*

*mollissima* en Norvège). Cette espèce présente un net dimorphisme sexuel où le mâle adulte en plumage nuptial a les parties inférieures noires et supérieures blanches, excepté une calotte noire sur la tête. En période nuptiale, on peut voir une zone vert clair sur l'arrière du cou. Les femelles sont brunes barrées de noir sur le corps. C'est sûrement un des noms d'oiseau parmi les plus connus au monde, mais certainement plus pour les propriétés isolantes de son duvet, que pour quoi que ce soit d'autre. Ceci se retranscrit dans son nom scientifique où *Somateria* signifie « laine corporelle » et *mollissima* « moelleux ». En effet, le duvet d'eider est récolté depuis plus de mille ans en Islande et depuis au moins trois siècles au Québec. Les colons français, éprouvés par la dureté des hivers canadiens, ont négocié l'achat du duvet d'eider aux Amérindiens de la basse côte Nord qui l'utilisaient et l'utilisent encore pour confectionner leurs vêtements. Cependant, la récolte commerciale du duvet d'eider n'y commença qu'au milieu des années 50 (Bédard *et al.* 2008). Aujourd'hui, plusieurs produits, tels que des produits de literie, sacs de couchage ou manteaux, à base de duvet d'eider sont commercialisés à des prix extrêmement élevés (ex : une couette peut coûter entre 3200 et 7300 CAD, le terme « édredon » vient d'ailleurs d'« eider down »).

#### 0.2.1.2 Répartition et évaluation de la population globale

Les eiders à duvet sont coloniaux et sont observés en grands groupes tout au long de l'année dans leur aire de répartition circumpolaire (Figure 0.2). Leur aire de reproduction estivale (entre juin et septembre environ) est comprise entre les latitudes moyenne et haute de l'hémisphère Nord, délimitée au nord par les conditions de glace de juin. Leur aire de migration hivernale (entre décembre et mars globalement) est plus restreinte, les populations migratrices du Nord hivernent en grande partie dans les aires de distribution des populations résidentes du Sud (Waltho & Coulson 2015). Les limites sud des zones d'hivernage régulières sont le sud de l'Alaska (USA) à 51°N, le New Jersey (USA) à 41°N, l'ouest de la France à 44°N et les îles Kuriles (Russie) à 50°N (Waltho & Coulson 2015).

La population globale a été estimée entre 3.3 et 4 millions d'individus. Une partie de la population se trouve en Amérique du Nord où les tendances démographiques sont variables. Par exemple, la population du Pacifique qui représente environ 4 % de la population mondiale a diminué dans la partie septentrionale de son aire de répartition entre les années 1980 et le début des années 2000 (Bowman *et al.* 2015). Les tendances sont incertaines pour les populations de la baie d'Hudson (environ 6% de la population mondiale) et les populations nordiques (soit 16% de la population mondiale). En Europe, la taille de la population est actuellement en baisse avec un taux supérieur à 40 % sur les trois dernières générations (27 ans; BirdLife International 2015). L'Europe (incluant le Groenland) détient plus de 60% de la population mondiale (Wetlands International 2012), de sorte que les baisses en Europe sont globalement significatives. Compte tenu de cette forte baisse de la population européenne et du manque d'accroissement compensatoire de la population nord-américaine, la tendance générale de la population semble être un déclin modérément rapide (BirdLife International, 2016). L'espèce a donc été reclassée à l'échelle globale dans la catégorie « quasi-menacée » de la liste rouge de l'IUCN en octobre 2016, alors qu'elle avait déjà été classée « vulnérable » par l'évaluation régionale à l'échelle de l'Europe en mars 2015.



**Figure 0.2** Carte des aires de reproduction estivales (en marron) et d'hivernage (en orange) des eiders à duvet (Issue de BirdLife International, 2016).

### 0.2.1.3 Écologie de l'espèce

Les populations nordiques de cette espèce sont migratrices ( $> 1000$  km) mais les populations du sud sont en grande partie sédentaires (Waltho & Coulson 2015). La nature migratoire est en grande partie une réponse à la glace de mer côtière (Waltho & Coulson 2015). La plupart des eiders se mettent en couple sur leur aires d'hivernage, bien que certains appariements peuvent avoir lieu après l'arrivée sur la colonie de reproduction (G.H. Gilchrist observations personnelles).

Les femelles sont fortement philopatriques, c'est-à-dire qu'elles ont tendance à retourner à leurs colonies natales pour y nicher (Sonsthagen *et al.* 2009) et

commencent à s'y reproduire à l'âge de 2 ou 3 ans (Baillie & Milne 1982), alors que les mâles ne reviennent et ne se reproduisent pas avant d'avoir 3 ans. Les eiders à duvet se reproduisent en moyenne début avril, bien que les populations les plus nordiques ne se reproduisent pas avant la mi-juin (Madge & Burn 1988). Les femelles nichent toujours au sol dans de légers creux et habituellement dans des zones exemptes de prédateurs (Waltho & Coulson 2015) et proches de l'eau, que ce soit sur des îles et des îlots côtiers (Kear 2005; Carboneras, Christie & Kirwan 2014), le long des côtes de faible altitude (Hoyo, Elliott & Sargatal 1992), proches de lacs ou rivières côtières (Johnsgard 1978; Kear 2005), ou jusqu'à 5 ou 6 km à l'intérieur des terres (Kear 2005). Lorsque le milieu est pauvre en abri, comme dans le haut Arctique, les eiders se regroupent en grands agrégats pour nicher afin de favoriser leur sécurité (Waltho & Coulson 2015). Après avoir choisi un site de nid approprié, elles y pondent un oeuf par jour (jusqu'à 4-5 en moyenne). Après la ponte, les femelles incubent pendant 24 à 26 jours sans s'alimenter (Parker & Holm 1990; Goudie, Roberston & Reed 2000) *et al.* 2000) et c'est à ce moment que les mâles quittent la colonie pour la saison. Les femelles perdent jusqu'à 36% de leur masse corporelle au cours de la ponte et de la période d'incubation (Gorman & Milne 1971; Hario 1983; Gabrielsen *et al.* 1991; Afton & Paulus 1992). Lorsque l'éclosion approche, les femelles non reproductrices et ayant échoué se rassemblent autour des femelles incubatrices. Dès que la météo le permet, les mères et leurs canetons quittent la colonie dans les 24 heures qui suivent l'éclosion du dernier caneton.

Après la reproduction, les eiders à duvet muent généralement sur des eaux côtières peu profondes ou abritées des perturbations (Kear 2005; Waltho & Coulson 2015). Puis, ils hivernent habituellement sur les littoraux sableux ou rocheux peu profonds (habituellement < 10m de profondeur) des baies et des estuaires (Hoyo, Elliott & Sargatal 1992; Waltho & Coulson 2015), en particulier là où les mollusques benthiques sont très abondants (Camphuysen *et al.* 2002; Waltho & Coulson 2015).

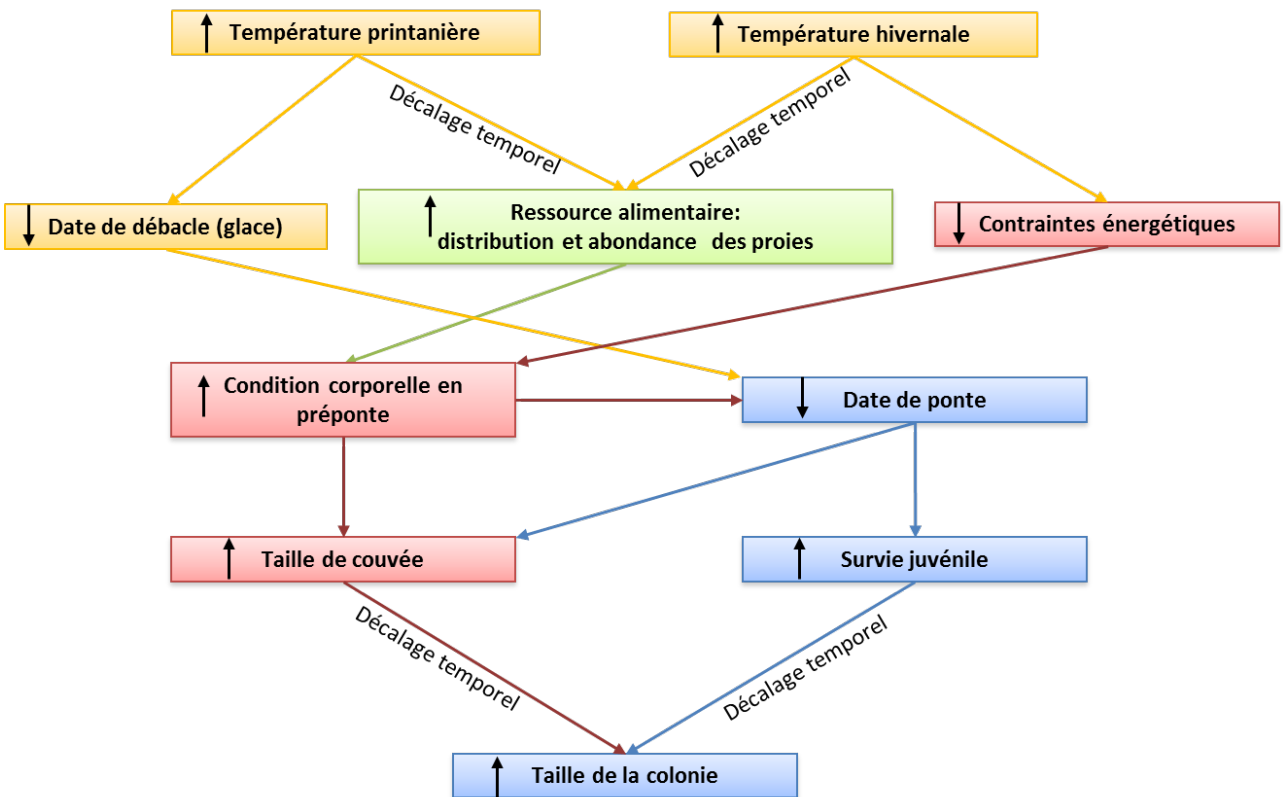
En effet, l'alimentation de ce canard plongeur se compose principalement de mollusques benthiques, en particulier de moules communes ou moules bleues au Canada (*Mytilus edulis*), bien qu'une large gamme de crustacés (comme les amphipodes et isopodes), d'échinodermes, d'autres invertébrés marins et de poissons puisse également être utilisée (Waltho & Coulson 2015). Pendant la saison de reproduction, les femelles ne mangent pas ou peu, entraînant une panne temporaire de leur système digestif (Waltho & Coulson 2015; Laursen & Møller 2016) bien que celles se reproduisant dans l'Arctique peuvent parfois se nourrir d'algues, de graines et de feuilles de plantes de toundra environnantes (Hoyo, Elliott & Sargatal 1992; Carboneras, Christie & Kirwan 2014).

#### 0.2.1.4 Réponses des eiders aux conditions environnementales

Chez les eiders à duvet, plusieurs liens avec les fluctuations climatiques hivernales et printanières ont déjà été recensés. En Islande, les effets des changements climatiques globaux vont dépendre de la variation des conditions météorologiques locales au cours de chaque saison, avec un hiver chaud et humide entraînant une augmentation du nombre de reproducteurs et une avancée de la date de ponte (Jonsson *et al.* 2009). L'augmentation de la température hivernale, dans la mer Baltique, est liée positivement à la condition corporelle et à l'avancement de la date d'arrivée (Lehikoinen, Kilpi & Öst 2006). Dans les îles Belcher (Baie d'Hudson, Canada), un hiver très froid peut geler l'eau normalement libre et ainsi augmenter la mortalité adulte (Robertson & Gilchrist 1998). Dans l'Arctique canadien et dans le Nord de la Norvège, un réchauffement des conditions climatiques hivernales est lié à une augmentation de la condition corporelle des eiders à duvet (Descamps *et al.* 2010). Finalement, des températures printanières plus chaudes sont généralement associées à une ponte plus hâtive dans l'Arctique canadien (Love *et al.* 2010) et en Islande, à une augmentation de la taille des colonies (D'Alba, Monaghan & Nager 2010) et à une plus grande taille de couvée (Jonsson *et al.* 2009). À partir de ces études, un



réchauffement hivernal et printanier semblerait avoir une influence positive sur la viabilité des populations d'eiders à duvet (Figure 0.3).



**Figure 0.3** Représentation schématique des effets observés des températures hivernale et printanière sur les eiders à duvet (Robertson & Gilchrist 1998; Lehikoinen, Kilpi & Öst 2006; Jonsson *et al.* 2009; D’Alba, Monaghan & Nager 2010; Descamps *et al.* 2010; Love *et al.* 2010). Les couleurs correspondent au schéma de la Figure 2 avec en jaune : conditions climatiques, en vert : ressource alimentaire, en bleu : démographie et en rouge : allocation des ressources.

De plus, une hétérogénéité entre différentes populations d'eiders à duvet au niveau de leur réponse aux conditions hivernales a déjà été mise en évidence pour la condition corporelle. Par exemple, Descamps *et al.* (2010) ont détecté un effet de l'Oscillation Atlantique Nord (O.A.N) sur deux populations d'eiders (East Bay, Canada et Grindøya, Norvège), où de meilleures conditions hivernales entraînent une meilleure condition corporelle avant la ponte; mais les mécanismes impliqués semblent différents entre les deux populations, avec dans un cas des effets directs (Canada) et dans l'autre des effets indirects (Norvège). D'après les auteurs, durant l'hiver, l'augmentation de l'activité des tempêtes et/ou la diminution de la température peuvent entraîner une diminution de la condition corporelle moyenne causée par la hausse des coûts énergétiques pour maintenir la température corporelle, ceci résultant soit d'une efficacité inférieure dans la recherche de nourriture, soit d'une diminution de l'abondance des moules dont les bancs peuvent être détruits par les tempêtes (Reusch & Chapman 1995). À l'inverse des eiders canadiens hivernant au sud-ouest du Groenland ou de Labrador-Terre-Neuve, où les températures peuvent tomber en dessous de - 30° C, les eiders qui se reproduisent dans le nord de la Norvège n'ont pas à faire face à ces températures extrêmement basses durant l'hiver. En outre, ils ne migrent pas et si la nourriture est disponible, ils pourraient être en mesure de récupérer des conditions hivernales rigoureuses avant la saison de reproduction.

### 0.2.2 Populations étudiées

Le projet de recherche présenté ici utilisera comme modèle biologique trois populations d'eiders à duvet, dont deux nichent dans des régions arctiques (île de Southampton, Nunavut, Canada et île de Prins Heinrich, Svalbard, Norvège) et une dans la région subarctique (île de Grindøya, Norvège) (Figure 0.4). Des données de suivi individuel ont été récoltées dans les trois colonies depuis respectivement 1996, 1999 et 1985 (Tableau 0.2). Toutes les femelles de cette étude ont été capturées alors qu'elles se reproduisaient, elles ont donc toutes plus de deux ans bien que leur âge exact ne soit pas connu.

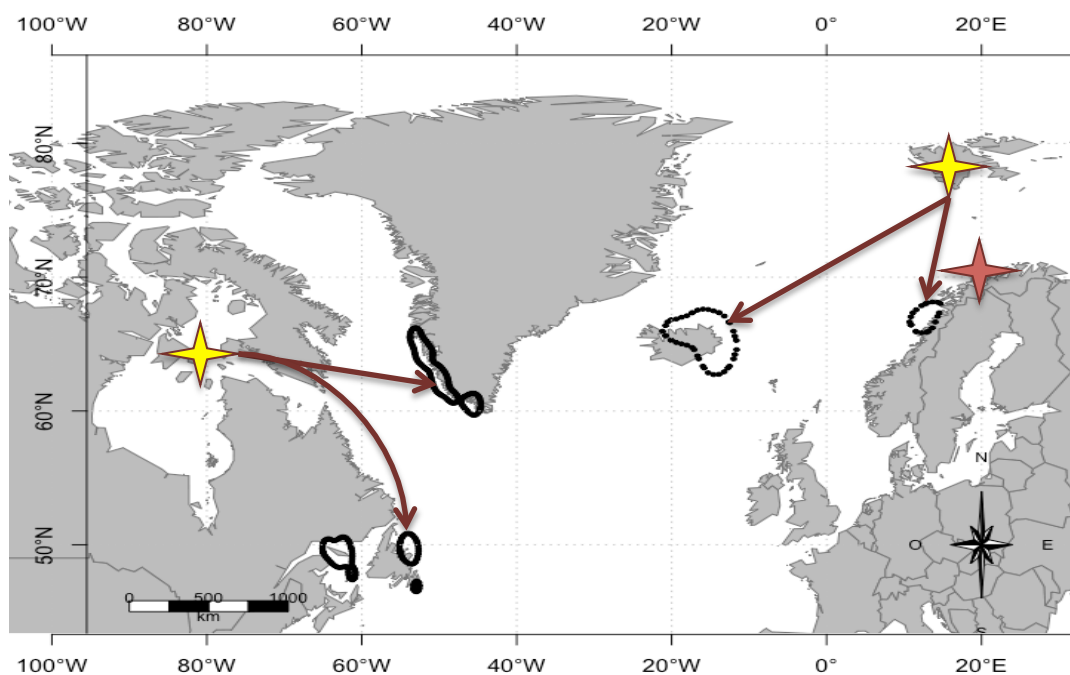
**Tableau 0.1** Principales données récoltées dans les différentes colonies étudiées.

Populations	Données Capture- Recapture	Taille de colonie	Taille de cuvée	Phénologie reproduction	Perte de masse
Canada (East Bay)	Depuis 1996	Depuis 1996	Depuis 2002	Au niveau individuel depuis 2002	-
Svalbard (Prins Heinrich)	Depuis 1999	Depuis 1981	Depuis 1981	Depuis 1981	Depuis 2007
Norvège (Grindøya)	Depuis 1985	Depuis 1985	Depuis 1985	Depuis 1985	Depuis 1985

#### 0.2.2.1 Population canadienne, île de Mitivik (East Bay)

Cette population niche sur une petite île rocheuse et vallonnée, Mitivik, d'environ 800 m par 400 m (0.19 km<sup>2</sup>) située dans le refuge d'oiseaux, le *East Bay Migratory Bird Sanctuary*, lui-même situé environ 71 km à l'est de Coral Harbour au Nunavut. Chaque été, les femelles eiders (entre 209 et 1035) y sont capturées, baguées et mesurées juste avant et après l'incubation. Des affûts ont été construits tout autour de l'île afin de pouvoir observer les animaux tout en minimisant le dérangement. Des données visuelles à distance (lecture de bagues, statut reproducteur, suivi individuel des nids...) sont ainsi récoltées pendant la ponte et l'incubation. Cette population est migratrice, avec environ 78 % des femelles qui hivernent au sud-ouest du Groenland et 22 % sur le sud de la côte atlantique du Canada, du sud du Labrador au sud du golf du Saint-Laurent en passant par Terre-neuve (Mosbech *et al.* 2006a). Les individus de cette population peuvent donc être confrontés à des conditions environnementales hivernales différentes et y répondre différemment. Un total de 26 femelles ont été implantées avec un émetteur satellites en 2001, 2003, 2012 et 2013 (détails de la procédure dans Mosbech *et al.* 2006) afin de déterminer leurs patrons de migration et leurs aires d'hivernage. Par ailleurs, cette population a subi plusieurs épidémies de

choléra aviaire, de différentes sévérités et de façon régulière depuis 2005, qui ont fortement impacté la survie des eiders (Descamps *et al.* 2009; Descamps *et al.* 2012b). Les oiseaux infectés par le choléra meurent très rapidement (Buttler 2009) et toutes les carcasses d'individus marqués sont recoltées chaque année afin d'en déterminer la cause.



**Figure 0.4** Représentation graphique des noyaux de densité de probabilité (*Kernel* en anglais) de présence des eiders à duvet sur chacune de leur aire de distribution hivernale (sud-ouest du Groenland / côte atlantique sud du Canada ou Islande / nord de la Norvège pour les femelles nichant respectivement dans l'Arctique canadien et au Svalbard). La situation géographique des lieux de reproduction des populations étudiées est indiquée par des étoiles jaunes pour les deux populations arctiques (East Bay, île de Southampton, Nunavut, Canada et Prins Heinrich, Kongsfjorden, Svalbard) et une étoile rouge pour la subarctique (Grindøya, Tromsø, Norvège).

#### 0.2.2.2 Population du Svalbard, île de Prins Heinrich

Notre étude s'est concentrée sur les femelles nichant sur l'île de Prins Heinrich (0.06 km<sup>2</sup>) située dans le fjord Kongsfjorden (regroupant entre 3 000 et 3 500 couples reproducteurs) de Ny-Ålesund sur la côté ouest du Svalbard. Cette petite île plate et homogène est recouverte de roches et de toundra. Chaque année, environ 55 femelles (entre 0 et 136) sont capturées, physiquement seulement (pas de lecture de bagues), à l'aide d'une canne à pêche au bout de laquelle est installé un nœud coulant en fil de nylon. Les femelles de cette population migrent pour hiverner soit sur la côte nord-est de l'Islande (environ 77%) soit au nord de la Norvège (Hanssen *et al.* 2016). Ces résultats ont été obtenus en équipant en 2009, 2010, 2011 et 2013 des femelles de Storholmen, une île voisine de Prins Heinrich, de mini systèmes de géolocalisation (*Global Location Sensing* ou *GLS logging*; Wilson *et al.* 1992), qui enregistrent l'intensité solaire pour calculer la position de l'animal avec une précision d'environ 200 km (Wilson *et al.* 1992). Les détails de cette procédure et du pré-traitement des données sont décrits dans Hanssen *et al.* (2016). Ainsi, comme les eiders de l'Arctique canadien, les eiders nichant au Svalbard peuvent être soumis à différentes conditions environnementales hivernales.

#### 0.2.2.3 Population du nord de la Norvège, île de Grindøya

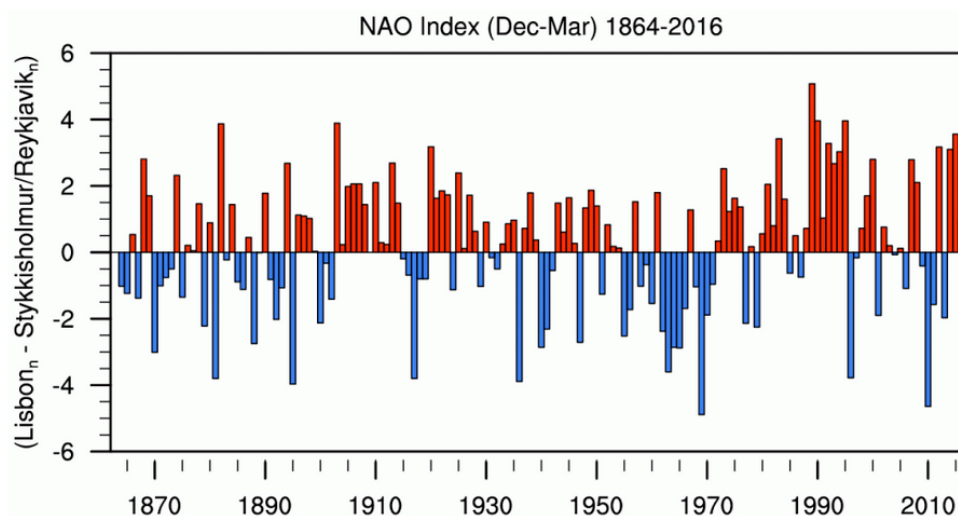
Les données de cette population ont été récoltées sur l'île de Grindøya située à proximité de Tromsø au nord de la Norvège. Entre 200 et 500 couples d'eiders à duvet viennent se reproduire chaque année sur cette île de 0.65 km<sup>2</sup>, composée de différents habitats allant de la plage à la petite forêt en passant par de l'herbe, des broussailles et des buissons, tous potentiellement utilisés par les femelles pour nicher. Chaque année, 106 femelles eiders en moyenne (de 42 à 235) sont capturées physiquement sur leur nid pendant l'incubation, de la même façon que celles du Svalbard (avec une canne à pêche). Contrairement aux autres populations, les femelles de Grindøya sont résidentes et passent l'hiver dans les environs de l'île dans

un rayon d'environ 50 km (Bustnes & Erikstad 1993) sous les mêmes conditions environnementales.

### 0.2.3 Variables climatiques et météorologiques hivernales

#### 0.2.3.1 L'Oscillation Atlantique Nord hivernale

Parmi l'ensemble des téléconnexions de l'hémisphère Nord (Figure 0.1), l'Oscillation Atlantique Nord (O.A.N) est, avec l'Oscillation Arctique (OA), la seule à couvrir l'ensemble de la zone géographique et de la fenêtre temporelle étudiées. Cependant, bien qu'il existe encore un débat sur la possibilité que l'O.A.N soit une vue régionale de l'OA, au niveau de l'Atlantique Nord, il semblerait que le « paradigme O.A.N » soit plus pertinent sur le plan physique et plus robuste pour représenter la variabilité de l'hémisphère Nord que le « paradigme AO » (Ambaum, Hoskins & Stephenson 2001). L'O.A.N est un patron de variabilité du climat de l'hémisphère Nord, en particulier de la côte est des États-Unis à la Sibérie et de l'Arctique à l'Atlantique subtropical (Hurrell *et al.* 2003). L'O.A.N se définit par la différence des variations opposées des pressions normalisées barométriques au niveau de la mer entre l'Islande et l'Atlantique subtropical, des Açores à la péninsule Ibérique, souvent représenté par les Açores ou Lisbonne, Portugal (Hurrell *et al.* 2003). Bien qu'il soit le seul patron de téléconnexion manifeste tout au long de l'année dans l'hémisphère Nord, son amplitude est la plus importante pendant l'hiver boréal lorsque l'atmosphère est dynamiquement la plus active. En effet, durant les mois de décembre à mars, l'O.A.N représente plus d'un tiers de la variance totale de la pression au niveau de la mer sur l'Atlantique Nord (Hurrell *et al.* 2003). C'est pourquoi dans toute cette étude, l'O.A.N hivernal a été défini comme la moyenne des valeurs mensuelles de décembre à mars, ce qui correspond également à la période durant laquelle tous les eiders ont atteint leur aire d'hivernage. Cette différence de pression entre l'Islande et Lisbonne fluctue sur des échelles de temps du jour à la décennie, et peut être inversée à certains moments (Figure 0.5).

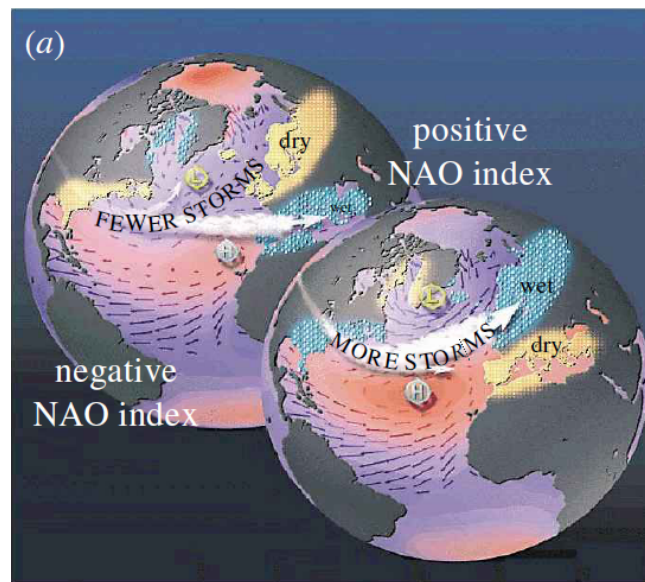


**Figure 0.5** Indice hivernal (décembre à mars) de l'O.A.N (ou NAO en anglais) basé sur la différence de la pression au niveau de la mer normalisée entre Lisbonne, Portugal et Stykkisholmur/Reykjavik, Islande depuis 1864.

*Cette figure est issue de Hurrell, James & National Center for Atmospheric Research Staff (Eds). Dernière modification le 16 Août 2016. "The Climate Data Guide : Hurrell North Atlantic Oscillation (NAO) Index (station-based)." <https://climatedataguide.ucar.edu/climate-data/hurrell-north-atlantic-oscillation-nao-index-station-based>*

En moyenne, un courant ouest, entre la zone de basse pression islandaise et la zone à haute pression des Açores, transporte les cyclones vers l'Europe. L'O.A.N hivernal est positivement corrélé à l'augmentation d'activité orageuse et négativement à la température de l'air du sud-ouest du Groenland et de l'est du Canada (Hurrell & Dickson 2004). Pendant les phases positives (hautes) d'O.A.N, les vents d'ouest dominants sont renforcés et se déplacent vers le nord entraînant une augmentation des précipitations et des températures dans le nord de l'Europe et le sud-est des États-Unis, ainsi que des anomalies sèches dans la région méditerranéenne. Des conditions opposées ont lieu dans les phases négatives (basses) de l'indice. (Figure 0.6).

Les données utilisées durant cette thèse sont issues du site Internet : <https://climatedataguide.ucar.edu/climate-data/hurrell-north-atlantic-oscillation-nao-index-station-based>.



**Figure 0.6** Représentation schématique du lien de l'O.A.N avec les trois principales variables météorologiques locales, les températures, les précipitations et l'activité de tempêtes, en fonction de ses phases négatives (à gauche) et positives (à droite). Le rouge indique des anomalies chaudes, le bleu les froides et le orange les conditions sèches (Dr Martin Visbeck, <http://www.ldeo.columbia.edu/~visbeck>).

#### 0.2.3.2 Les cyclones extra-tropicaux hivernaux

Les cyclones extra-tropicaux (C.E.T ou ETC en anglais) sont des systèmes météorologiques à circulation anti-horaire dans l'hémisphère Nord (20-90°N), autour d'un centre de basse pression atmosphérique. Dans cette étude, nous avons considéré tous les C.E.Ts à échelle synoptique (1 000 – 2 500 km) de l'hémisphère Nord qui couvrent une large gamme d'intensités, extrêmes ou non. Ils sont différents des cyclones tropicaux. En effet, alors que les cyclones tropicaux obtiennent leur énergie au-dessus des eaux tropicales chaudes par la libération de chaleur latente (cyclone à



coeur chaud) relâchée en masses d'air homogènes, chaudes et humides, les cyclones extra-tropicaux obtiennent leur énergie principalement de la conversion de l'énergie potentielle, associée aux gradients de température, en énergie cinétique (Catto 2016), bien que la chaleur latente puisse également être importante. Les C.E.Ts, très étudiés en météorologie mais bien moins connus des biologistes ou écologues que les cyclones tropicaux, sont pourtant d'une importance capitale puisqu'ils sont principalement responsables de la variabilité atmosphérique des latitudes moyennes, qu'ils régulent les conditions météorologiques locales et leurs variations, en induisant des vents forts, des précipitations et des changements de température et qu'ils contribuent à la circulation générale de l'atmosphère par le transport de l'énergie et leur mouvement vers les pôles (Hoskins & Hodges 2002; Ulbrich, Leckebusch & Pinto 2009; Wang *et al.* 2013).

#### 0.2.4 Problématiques et objectifs de l'étude

La plupart des études portant sur la réponse des espèces aux changements climatiques ne regardent, principalement pour des raisons logistiques, que la réponse d'une seule population sans considérer l'hétérogénéité potentielle entre populations, et au sein de ces populations. Cependant, comparer les réponses de populations géographiquement dispersées devrait limiter le risque de fausses généralisations et aider à mieux comprendre et anticiper les changements des écosystèmes. De plus, du fait des avantages et inconvénients de l'échelle retenue (globale ou locale) dans le choix des variables environnementales, une approche utilisant les deux de façon complémentaire et basée sur des hypothèses de mécanismes réfléchies devrait également favoriser notre compréhension des effets des changements globaux sur les individus et les populations. En outre, bien que de nombreuses études se concentrent sur un seul événement climatique extrême, ou une de leurs caractéristiques (habituellement la fréquence), nous avons ici étudié plusieurs caractéristiques de ces événements sur une étude à long terme: fréquence, durée et amplitude.

Le présent projet de recherche vise donc à étudier les liens entre les traits biodémographiques (survie et tactiques migratoires) des eiders à duvet et les fluctuations climatiques, c'est-à-dire les variations généralement interannuelles du climat, à différentes échelles spatiales. Ainsi, à partir de données de suivis individuels de Capture-Marquage-Recapture (CMR) à long terme, de quelques trajets de migration hivernale, d'une variable globale très utilisée (O.A.N) et d'une variable locale pas encore explorée en écologie (C.E.T), cette étude compare les réponses inter- et intra-populationnelles de la survie d'une espèce longévive, paramètre *a priori* canalisé d'après la théorie de la canalisation (Stearns 1992; Pfister 1998; Gibson & Wagner 2000). Nous avons également considéré les différentes tactiques migratoires pouvant engendrer de l'hétérogénéité dans la réponse des individus et/ou des populations aux fluctuations climatiques et météorologiques. Comme souvent en science et en particulier dans les études en milieu naturel, des défis méthodologiques importants ont émergé durant cette thèse. Cette étude a donc également permis de développer des outils statistiques pour répondre à ces défis.

Les trois objectifs spécifiques, ainsi que les hypothèses et prédictions associées, sont les suivants :

*Objectif 1 – Déterminer l'influence des fluctuations hivernales d'un indice climatique global sur la survie d'une espèce longévive de canard marin : comparaison entre populations et individus*

L'Oscillation Atlantique Nord (O.A.N) hivernale est une variable globale qui traduit des phénomènes atmosphériques à large échelle et ayant un lien très étroit avec les conditions météorologiques locales, particulièrement en hiver (Hurrell *et al.* 2003). Cependant, le lien entre les fluctuations météorologiques locales et l'O.A.N hivernale diffèrent selon les régions. Par exemple, l'O.A.N hivernale est positivement corrélée à la température de l'air du nord de la Norvège mais négativement à celle sud-ouest du Groenland (Hurrell & Dickson 2004).

Les eiders à duvet sont connus pour être sensibles aux conditions climatiques associées à l'O.A.N qui impactent non seulement la condition corporelle des femelles mais également la date d'arrivée, la taille de couvée et même le succès reproducteur (Lehikoinen, Kilpi & Öst 2006; Descamps *et al.* 2010). Des températures très faibles, des précipitations fortes et des vents violents sont donc considérés comme des conditions défavorables. D'autre part, leurs stratégies d'hivernage peuvent être différentes (Reynolds *et al.* 2011) avec la population de Norvège qui est résidente à l'année, celle du Svalbard qui hiverne au nord de la Norvège ou au nord-est de l'Islande (Hanssen *et al.* 2016) et celle d'East Bay à l'ouest du Groenland ou sur la côte Atlantique Sud du Canada (Mosbech *et al.* 2006b). Ainsi, non seulement les trois populations d'intérêt ne sont pas soumises aux mêmes conditions environnementales (température hivernale moyenne du nord de la Norvège autour de  $-3^{\circ}\text{C}$  et pouvant atteindre  $-30^{\circ}\text{C}$  à l'est du Canada), mais c'est parfois aussi le cas des individus d'une même population, ce qui pourrait conduire à de l'hétérogénéité inter- et intra-populationnelle dans la réponse des eiders à l'O.A.N hivernale. D'ailleurs, il a déjà été montré que l'O.A.N impacte la condition corporelle des deux populations de l'Arctique Canadien et du nord de la Norvège via des mécanismes différents (direct versus indirect, Descamps *et al.* 2010). En effet, le lien entre l'O.A.N hivernale et la condition corporelle des individus peut être direct (population canadienne), e.g. par l'augmentation des coûts énergétiques à maintenir la température corporelle, ou indirects (population norvégienne) via la disponibilité des ressources et la chaîne alimentaire (Descamps *et al.* 2010). On peut imaginer que le décalage temporel observé serait lié aux mauvaises conditions hivernales (plus de tempêtes, températures de l'air et de surface de l'eau froides) entraînant une diminution de la productivité de mollusques sur les aires d'alimentation hivernales et donc de ressources les années suivantes.

Nous avons évalué, à des niveaux d'organisation différents, les deux hypothèses de recherche suivantes :

(1) Au niveau de la population, la survie des eiders est liée aux fluctuations de l'O.A.N hivernale mais il existe de l'hétérogénéité entre les trois populations dans leur réponse à cet indice global en fonction de leur situation géographique hivernale, du lien entre les conditions météorologiques locales et l'O.A.N hivernale et du fait qu'ils migrent ou non. Nous avons évalué pour chacune des trois populations les prédictions suivantes pour tester cette hypothèse :

- la survie des eiders migrateurs nichant au Canada (East Bay) est impactée directement et négativement par des conditions hivernales défavorables (indice de l'O.A.N positif) : relation négative entre la survie et l'O.A.N sans décalage temporel;
- la plupart des eiders nichant au Svalbard migrent en Islande où un indice d'O.A.N hivernale positive est caractérisée par une forte activité de tempête. Leur survie devrait donc être négativement et directement (migration) associée à l'O.A.N hivernale;
- en revanche, on s'attend à un effet positif et indirect de l'O.A.N hivernale sur la survie des eiders sédentaires nichant et hivernant dans le nord de la Norvège, où l'O.A.N hivernale positif est caractérisée par des températures de surface de l'air et de l'eau plus élevées.

(2) Au niveau de l'individu, lorsque les conditions environnementales hivernales diffèrent entre les individus d'une même population de par leur tactique de migration, la réponse de la survie à l'O.A.N hivernale sera différente entre ces groupes d'individus. Du fait du manque de données pour tester cette hypothèse dans la population du Svalbard, nous n'avons évalué que les deux prédictions suivantes :

- il existe de l'hétérogénéité intra-populationnelle dans la réponse de la survie des eiders nichant au Canada avec un effet négatif plus fort de l'O.A.N hivernale sur la survie de ceux hivernant sous des conditions plus défavorables (côte

Atlantique sud du Canada) : une pente différente pour chacun des deux groupes;

- tous les individus issus de la population du nord de la Norvège répondent de la même manière aux fluctuations de l'O.A.N hivernale puisqu'ils sont soumis aux mêmes conditions : même pente pour tous les individus.

*Objectif 2 – Étudier, dans une étude à long terme, l'influence sur la survie des eiders à duvet (espèce hivernant en dehors des tropiques) des fluctuations hivernales d'une variable météorologique locale méconnue en biologie, les cyclones extra-tropicaux et des différentes caractéristiques de leurs événements extrêmes*

La variabilité atmosphérique aux moyennes latitudes est principalement due à un type de cyclone, les cyclones extra-tropicaux (C.E.Ts) qui jouent un rôle primordial dans la détermination de la météo locale et de sa variation (Ulbrich, Leckebusch & Pinto 2009; Wang *et al.* 2013). Cependant, la façon dont les C.E.Ts, et des cyclones en général, affectent actuellement la faune marine est peu étudiée et reste largement inexplorée. Seules quelques études ont examiné l'impact des cyclones tropicaux, un autre type de cyclones, sur la variation temporelle de la survie des oiseaux marins (par exemple (Boano, Brichetti & Foschi 2010; Genovart *et al.* 2013) et aucune étude n'a exploré l'impact potentiel des C.E.Ts et de leurs extrêmes, bien que ces derniers puissent être des mécanismes potentiels derrière les résultats mis en évidence dans des études antérieures. De plus, dans un contexte de changements climatiques, les événements climatiques extrêmes tels que les vagues de chaleur, les sécheresses, les précipitations intenses et les cyclones devraient augmenter en fréquence selon la plupart des scénarios climatiques futurs et ont été identifiés comme l'une des plus grandes menaces pour la faune (Easterling, Ellner & Dixon 2000; G.I.E.C 2002). Les conditions météorologiques défavorables causées par ces événements ont déjà été identifiées comme ayant un impact direct sur les oiseaux (Jenouvrier, Péron & Weimerskirch 2015). En outre, parmi les nombreuses études sur les événements

climatiques extrêmes, beaucoup se concentrent sur un seul événement ou une caractéristique de plusieurs événements (ex. la fréquence) et n'évaluent pas les autres caractéristiques telles que la durée ou l'amplitude.

Les C.E.Ts et leurs extrêmes peuvent affecter directement la survie des eiders. Ils pourraient augmenter les dépenses énergétiques déjà élevées par les températures inférieures à 0°C (Jenssen, Ekker & Bech 1989), que ce soit en augmentant leur métabolisme pour maintenir leur température corporelle, en augmentant leurs coûts d'alimentation et abaissant leur gain énergétique (Heath & Gilchrist 2010), ou en augmentant leurs coûts de déplacement sachant qu'ils ne sont pas capables de nager contre des courants de plus de 1.3 m.s<sup>-1</sup> (Hawkins *et al.* 2000), ce qui pourrait les mener à la mort. Les C.E.Ts peuvent aussi affecter négativement les oiseaux de façon indirecte par un effet sur leurs ressources alimentaires en détruisant les lits de bivalves à faible profondeur (Brenko & Calabrese 1969; Reusch & Chapman 1995; Carrington 2002a; Carrington *et al.* 2009), ou en réduisant la productivité primaire (Fujii & Yamanaka 2008).

Nous avons évalué l'hypothèse de recherche suivante :

(1) L'activité hivernale des C.E.Ts est le principal facteur spécifique expliquant les effets de l'O.A.N hivernale précédemment observés sur la démographie des trois populations d'eider à duvet. Pour tester cette hypothèse, nous avons fait les cinq prédictions suivantes :

- la survie des eiders des trois populations étudiées est négativement impactée par les C.E.Ts hivernaux mais il existe des différences de réponses entre elles (e.g. effets directs pour la population canadienne et indirects pour la population norvégienne) et entre les individus n'hivernant pas au même endroit (Canada);
- pour la population canadienne, les eiders hivernant sur la côte Atlantique Sud du Canada sont plus négativement impactés par les C.E.Ts que ceux hivernant

au sud-ouest du Groenland, où l'activité cyclonique est plus faible (Tableau 2.1);

- pour la population du Svalbard, l'hétérogénéité intra-populationnelle n'a pas pu être testée par manque de données, les prédictions sont donc à l'échelle de la population. On peut s'attendre à un effet indirect et négatif de l'activité des C.E.Ts hivernaux du nord de la Norvège sur la survie (prédiction basée sur l'effet de l'O.A.N indirect observé dans le chapitre 1);
- pour la population du nord de la Norvège, la survie est impactée négativement et indirectement (prédiction basée sur les résultats du chapitre 1) par l'activité cyclonique du nord de la Norvège, sans hétérogénéité intra-populationnelle puisque tous les individus sont soumis aux mêmes conditions hivernales.

*Objectif 3 – Proposer une procédure d'analyse statistique permettant, a posteriori, de régresser des estimateurs démographiques corrélés (issus du même modèle de CMR) en fonction de variables, en tenant compte de cette corrélation*

En démographie par exemple, nous capturons, marquons, libérons et recapturons les animaux à plusieurs reprises lors de sessions d'échantillonnage répétées. Ces données collectées sont ensuite utilisées dans les modèles de CMR pour populations animales ouvertes (Cormack 1964; Jolly 1965; Seber 1965) afin d'étudier les taux démographiques tels que, par exemple, les probabilités de survie, de recrutement ou de reproduction. En outre, les modèles CMR sont également utiles pour évaluer l'impact des covariables sur les paramètres démographiques. Pour les covariables environnementales, les écologues suivent habituellement une procédure commune décrite dans Grosbois *et al.* (2008). Ainsi, il est facile d'estimer les paramètres démographiques lorsque les modèles sont exécutés directement à partir de données brutes ou pour tester l'effet des covariables potentielles avec des covariables directement intégrées dans les modèles.

Les analyses deviennent problématiques lorsque les hypothèses d'intérêt ne peuvent pas être testées à l'aide des modèles disponibles et les biologistes sont donc tenus de faire des analyses *a posteriori* en utilisant les estimateurs calculés à partir du même modèle (qui sont donc corrélés). Cela peut se produire dans de nombreux cas courants tels que la comparaison des estimateurs, contraints par une covariable, de différents groupes d'individus (survie entre deux groupes répondant différemment à une covariable) ou sur différentes périodes, ou lors de l'étude de l'effet d'une covariable qui ne peut pas être intégrée directement dans le modèle. D'un côté, l'utilisation d'estimateurs issus du même modèle dans des tests classiques (par exemple t-test (Gossett 1908), ANOVA (Anderson & Ager 1978), coefficient de corrélation, modèles linéaires) viole la règle d'indépendance. De l'autre, tester l'effet d'une covariable dans un modèle CMR peut, dans certains cas, s'avérer impossible en raison de la fonction de liaison utilisée (par exemple le logit multinomial). Une autre approche est alors nécessaire.

Ce chapitre se présente comme un guide pratique accompagné d'exemples concrets en biologie ou en écologie et fournit autant la démarche pas à pas, les scripts R que quelques formules mathématiques simples permettant de comprendre les concepts. Ses objectifs sont :

- (1) une mise à niveau sur les pré-requis permettant de comprendre l'approche proposée (fonction de lien dans les modèles de CMR et la méthode « Delta »);
- (2) étude de cas : comparaison de moyenne d'estimateurs démographiques avec une covariable externe intégrée au modèle;
- (3) étude de cas : comment tester une covariable externe dans le cas d'estimateurs d'une variable aléatoire multinomiale.



### 0.3 Méthodologie générale

#### 0.3.1 Modèles de Capture-Marquage-Recapture (CMR) et modèles de mélange

Les modèles de CMR s'appuient sur le recensement des recaptures (physique ou visuelle) d'individus vivants et leur principal atout est de pouvoir prendre en compte des probabilités de capture inférieures à 1 (Clobert & Lebreton 1991; Lebreton *et al.* 1992). Les modèles de CMR multi-états ont pris leur essor au début des années 2000, les états pouvant désigner des sites géographiques ou des statuts individuels au moment de la capture des individus (Lebreton & Pradel 2002). Les modèles multi-états ont 3 grands avantages: (i) d'un côté biologique, ils permettent de répondre à des questions entre autre sur la variabilité individuelle, (ii) ces modèles fournissent une base à l'analyse de nouveaux paramètres démographiques comme le recrutement (Pradel & Lebreton 1999) et au niveau statistique, ils permettent de diminuer l'hétérogénéité (en groupant les individus par statut) et ainsi d'améliorer le test d'ajustement (cf. plus loin); (iii) en terme de modélisation, ces développements permettent une approche naturelle à la déduction des paramètres des modèles matriciels de population (Lebreton *et al.* 2009).

Tous ces modèles considèrent que les états sont connus et assignés avec certitude et que les individus d'un même état ont les mêmes paramètres démographiques. Cependant, on a vu dans la section 0.1.3.2, que même si l'hétérogénéité inter-individuelle existe dans une population, elle peut ne pas être mesurée. Par exemple, un animal observé, sans qu'on ait pu l'associer à un nid, peut être ou non un reproducteur ou encore deux reproducteurs pourraient avoir des survies différentes. Pledger, Pollock and Norris (2003) ont permis de relaxer une partie de ces contraintes en appliquant des modèles de mélange à la CMR afin de prendre en compte des différences de détections non mesurées. Le but des modèles de mélange est de structurer un jeu de données en plusieurs classes en s'appuyant sur une modélisation par un mélange de distributions. Les modèles de mélange sont connus pour être une

méthode probabiliste efficace pour obtenir une classification des observations, ici dite non supervisée ou automatique, qui vise à découvrir une partition hypothétique dans un échantillon donné (Pearson 1894; Dempster *et al.* 1978). Puis en 2005, Roger Pradel a présenté les modèles multi-événements, un développement des modèles multi-états permettant, par exemple, de prendre en compte une incertitude sur l'assignement des états, ouvrant un champ de possibles dans ce domaine.

Dans cette étude, les paramètres démographiques ont été estimés avec le logiciel E-SURGE (Choquet, Rouan & Pradel 2009). La démarche de cette étude (Chapitre 1 et 2) est dérivée du principe des modèles de CMR multi-événements et de mélange, dans le cas extrême où l'état de tous les individus est incertain puisqu'on n'utilise *a priori* aucune donnée individuelle pour déterminer l'état (ici, le groupe de migration). L'originalité de l'approche du chapitre 1 est qu'on utilise *a posteriori* les quelques informations individuelles pour valider les groupes formés par le modèle sur un critère de ressemblance des histoires de capture, alors que dans le chapitre 2, c'est le caractère local de la variable qui nous aide à confirmer la tactique de migration du groupe.

Puis, afin de sélectionner le modèle le plus parcimonieux, c'est-à-dire qui s'ajuste le mieux aux données en faisant un compromis entre la complexité du modèle (nombre de paramètres) et la déviance (ajustement aux données) (Burnham & Anderson 2002), on compare différents modèles au modèle le plus général (ou modèle ombrelle). Le modèle ombrelle utilisé ici est le modèle de Jolly-Move (JMV) (Brownie *et al.* 1993) pour le multi-état qui est construit avec des effets du temps et de l'état sur les probabilités de capture et les transitions entre états. L'ajustement des données au modèle général sera vérifié grâce aux tests d'ajustement ou *goodness-of-fit* (GOF) développés pour le modèle multi-états (Pradel 2005) implémentés dans le logiciel U-Care (Choquet *et al.* 2009). Le critère de sélection utilisé dans la sélection de modèle est le critère d'information d'Akaike (AIC) qui pourra être corrigé (AICc)

pour une petite taille d'échantillon (si  $n/K < 40$ , où  $K$  est le nombre de captures ou recaptures et  $n$  la taille effective de l'échantillon) ou pour la sur-dispersion des données (QAIC) (Burnham & Anderson 2002). Le modèle dont l'ajustement aux données est le plus parcimonieux est celui qui présente l'AIC le plus faible. Deux modèles sont considérés différents lorsque la différence des AIC ( $\Delta AIC$ ) est supérieure à 2 (Burnham & Anderson 2002).

Pour tester les effets des variations climatiques sur les paramètres démographiques, il s'agit dans un premier temps de regarder s'il existe une tendance sur ces paramètres démographiques pour éviter de détecter de « faux » effets, causés par la co-occurrence de tendances dans les paramètres démographiques et les séries temporelles des variables. Ensuite, s'il y avait une tendance, elle sera prise en compte avant de tester l'effet des variables environnementales. Les tendances (linéaire ou quadratique par exemple), puis les variables de climat sont intégrées comme des covariables externes dans le modèle de référence. La tendance ou l'effet d'une variable est testé avec une analyse de déviance (ANODEV (Grosbois *et al.* 2008)) qui compare la part de déviance expliquée par rapport à la part de déviance non expliquée par la covariable et permet de tester si la part de variance expliquée par la covariable est significative au seuil de 5 %.

### 0.3.2 Définition des aires d'hivernage

Les aires de distribution hivernale des eiders à duvet ont été définies avec, lorsqu'elles étaient disponibles, des données de suivi à partir d'émetteurs satellites pour la population canadienne (Mosbech *et al.* 2006a) et de mini systèmes de géolocalisation (*Global Location Sensing* ou GLS) pour la population du Svalbard (Hanssen *et al.* 2016). Toutes les données de suivi ont été filtrées pour ne conserver que les localisations hivernales fiables suivant les procédures décrites dans les études susmentionnées (respectivement Mosbech *et al.* 2006 et Hanssen *et al.* 2016). Nous avons ensuite calculé la densité de probabilité de présence à 75% par estimation par

noyau (*Kernel* en anglais) ainsi que les contours du noyau en utilisant le package *adehabitatHR* dans le logiciel R (Calenge 2006). Enfin, comme les eiders femelles ne résident qu'en mer et le long des rives pendant l'hiver, nous avons soustrait la couverture terrestre à ces noyaux de densité pour obtenir les zones d'hivernage (Figure 0.4).

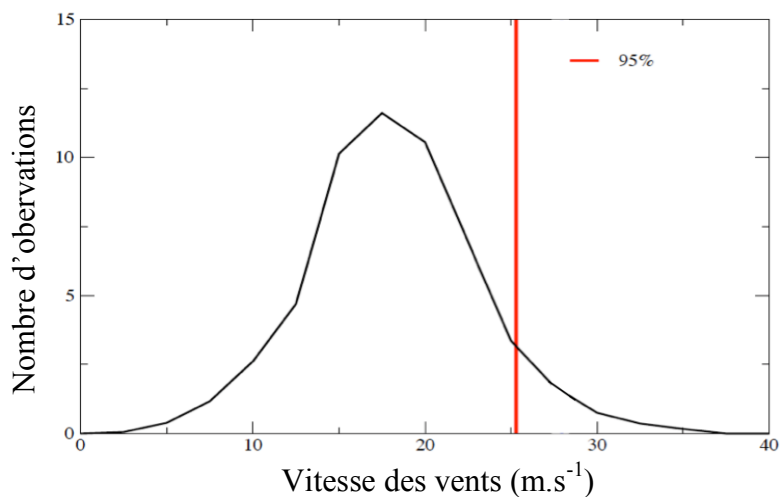
Pour les eiders sédentaires du nord de la Norvège, il n'existe pas de données de suivi mais des re-observations d'individus bagués. Ils se dispersent dans le fjord tout en restant proches de leur île de reproduction (environ 50 km, données non publiées de Bustnes et Erikstad) et près de la côte dans des eaux peu profondes (< 10 m; Bustnes & Lønne 1997). Nous avons donc défini leur zone d'hivernage comme la plus petite ellipse autorisée par la résolution de la grille de données des variables météorologiques, parallèle au rivage et centrée sur l'île de reproduction, c'est-à-dire avec un grand axe de 200 km et un petit axe de 160 km. Nous avons également soustrait la couverture terrestre pour obtenir les zones d'hivernage finales.

### 0.3.3 Les cyclones extra-tropicaux hivernaux

Les données utilisées pour le suivi des C.E.T proviennent de réanalyses (ERA-Interim) de données du Centre Européen de Prévisions Météorologiques à Moyen Terme (C.E.P.M.M.T) qui combinent des observations historiques provenant de différentes sources afin de fournir la meilleure vue de l'atmosphère au cours des périodes historiques récentes (Hodges, Lee & Bengtsson 2011; Dee *et al.* 2014). Les C.E.T sont identifiés pour la période de décembre à mars de 1979 à 2015 et suivis selon la même approche décrite dans Roberts *et al.* (2014) et Hoskins and Hodges (2002), en utilisant les données disponibles toutes les trois heures. Les trajets des C.E.T sont retenus s'ils durent plus d'un jour et parcourent plus de 1 000 km afin de retirer les systèmes stationnaires et de courte durée. Enfin, une zone tampon centrée sur les localisations du C.E.T permet de définir son rayon d'action et dès lors qu'elle se superpose avec les aires d'hivernage, le C.E.T est comptabilisé ainsi que ses

vitesses de vent à 10 m au-dessus de la surface de la mer (les eiders volent généralement à quelques mètres au-dessus de l'eau) pour la constitution de nos variables.

Plusieurs classifications des C.E.Ts existent (voir revue de Catto 2016) et nous avons utilisé celle basée sur les impacts du vent, l'un des impacts majeurs des C.E.Ts. Par exemple, ils peuvent directement augmenter la mortalité des oiseaux en mer ou gêner leur recherche alimentaire en augmentant la turbidité de l'eau et donc en diminuant leur acuité visuelle (Eriksson 1985; Henkel 2006). Les cyclones extrêmes peuvent détruire les lits de bivalves à faible profondeur (Reusch & Chapman 1995; Carrington 2002b; Carrington *et al.* 2009) ou décimer les oursins de mer (Ebeling, Laur & Rowley, 1985), principales proies des eiders à duvet. Dans notre étude, les vitesses du vent peuvent varier considérablement. Au Groenland, par exemple, les vitesses de vent d'hiver associées aux C.E.Ts étaient en moyenne de  $11.7 \pm 0.2 \text{ m.s}^{-1}$ , alors que le C.E.T le plus violent, en termes de vitesse du vent atteignait  $28.5 \text{ m.s}^{-1}$  (voir chapitre 2). Un C.E.T est considéré comme extrême dès que sa vitesse de vent dépasse, au moins une fois, le seuil du 95<sup>e</sup> centile de la distribution locale du vent (Figure 0.7). Pour décrire l'activité des C.E.Ts de chaque aire d'hivernage, nous avons examiné six variables moyennées par hiver (décembre-mars). Les deux variables pour mesurer l'activité moyenne sont le nombre de C.E.Ts (Nb\_ETC) et la moyenne de leur vitesse de vent (MeanWind). Les quatre variables qui mesurent les événements extrêmes sont le nombre de C.E.Ts extrêmes (Nb\_ExtRETC), c'est-à-dire dont la vitesse du vent dépasse au moins une fois le seuil du 95<sup>e</sup> centile de la distribution locale, la durée en jours de ces extrêmes C.E.Ts (Day\_ExtRETC), la durée en jour du plus long C.E.T (Day\_LongETC) et la vitesse maximale du vent du C.E.T le plus violent (MaxWind).



**Figure 0.7** Distribution de la vitesse des vents (m.s<sup>-1</sup>) des cyclones extratropicaux en Islande. La ligne rouge représente le 95<sup>e</sup> centile, c'est-à-dire que 95 % des observations se situent en deçà.

#### 0.4 Plan de la thèse

Faisant suite à l'introduction générale présentée ci-dessus, cette thèse comprend trois chapitres, une conclusion générale et des annexes. Son contenu souhaite mettre en avant les différentes composantes qui ont rendu cette expérience riche et complète, une partie « biologique/écologique », une « statistique » et une « terrain ». Cette dernière composante est en partie représentée par une étude réalisée durant mon doctorat mais dont l'auteur principal est Høyvik Hilde (Høyvik Hilde *et al.* 2016) publié dans *Ecology and Evolution* sur les effets du vent à l'échelle du nid (en annexe). De plus, les annexes contiennent des guides pratiques et des scripts R permettant à quiconque d'utiliser et/ou d'améliorer les différents outils statistiques utilisés et de les appliquer à d'autres modèles d'étude.

Le premier chapitre répond à l'objectif numéro 1. Il vise à étudier la réponse de la survie de trois populations d'eiders à duvet géographiquement dispersées aux fluctuations climatiques hivernales représentées par l'O.A.N hivernale. De par son

approche originale, ce chapitre contribue à une meilleure compréhension de la réponse des populations sauvages aux fluctuations climatiques. Il permet également de mettre en évidence des différences inter-individuelles, à priori attendues, sans autres données individuelles exhaustives (souvent logistiquement difficiles à collecter dans les populations sauvages) que le suivi de CMR. Ce premier chapitre est publié dans la revue scientifique *Journal of Animal Ecology*.

Le deuxième chapitre, qui répond à l'objectif numéro 2, vise à aborder un autre volet des changements climatiques, celui des événements extrêmes, à une autre échelle, celle de l'aire de migration. Nous avons donc exploré l'impact d'une variable locale en hiver sur la survie des eiders à duvet des trois populations d'intérêt. Ce second chapitre multidisciplinaire introduit une nouvelle variable météorologique, les cyclones extra-tropicaux (C.E.Ts ou ETCs en anglais), très étudiée par les climatologues mais très peu connue des biologistes et des écologues. Il cherche non seulement à aller plus en avant dans la compréhension des mécanismes proximaux, mais contribue également à une meilleure connaissance d'un sujet particulièrement actuel, celui des événements extrêmes, sur lequel peu d'études ont considéré leur durée, magnitude et fréquence comme nous l'avons fait. Ce deuxième chapitre est un manuscrit soumis dans la revue scientifique *Global Change Biology*.

Le troisième chapitre répond à l'objectif numéro 3 qui visait à proposer une procédure d'analyse statistique permettant, *a posteriori*, de régresser correctement des estimateurs démographiques issus du même modèle de CMR (donc des estimateurs statistiquement corrélés) en fonction de variables (ici climatiques). Dans un esprit de simplification et d'utilisation par le plus grand nombre (objectif pédagogique sous-jacent), nous avons présenté ce chapitre sous forme de guide pratique avec les scripts informatiques associés en s'appuyant sur des exemples concrets de questions communes en biologie, écologie et sciences en générale. Ce chapitre est une contribution significative pour la biologie ou l'écologie, que ce soit dans le protocole

proposé mais surtout dans le transfert et la « démocratisation » de techniques mathématiques au service d'autres disciplines, i.e. l'accès facilité à ces méthodes statistiques pour les utilisateurs non mathématiciens. Ce troisième chapitre est un manuscrit en préparation pour la revue scientifique *Plos One*.

L'article présenté en annexe intitulé « *Mind the wind: microclimate effects on incubation effort of an arctic seabird* » (Høyvik Hilde *et al.* 2016) est publié dans *Ecology and Evolution* et vise, par une approche expérimentale, à étudier les effets du microclimat et des abris autour du nid sur l'effort d'incubation des eiders. Il représente non seulement l'aspect « terrain » indispensable en écologie et composante significative de mon doctorat mais reflète également assez bien l'ensemble des compétences que j'ai eu la chance de pouvoir développer. En effet, plusieurs tâches listées ci-après (liste non exhaustive) ont été accomplies autant dans le cadre de ce petit projet que dans le reste de ma thèse comme par exemple, la recherche de financements, le recrutement d'un assistant de recherche, la conception et la mise en place d'un protocole et d'un manuel de terrain, la responsabilité et les risques liés aux environnements nordiques et à leurs « habitants » (ex : ours polaire), la formation (notamment de permis de port d'armes à feu et de secourisme en régions éloignées), le terrain et la récolte des données en milieu isolé (mesures morphométriques, prises de sang tarse et aile...), le travail collaboratif avec plusieurs équipes internationales (équipe de Jón Einar Jónsson en Islande) ou encore l'enseignement à plusieurs niveaux.









## CHAPITRE I

### HIDDEN SURVIVAL HETEROGENEITY OF THREE COMMON EIDER POPULATIONS IN RESPONSE TO CLIMATE FLUCTUATIONS

Lorelei Guéry, Sébastien Descamps, Roger Pradel, Sveinn Are Hanssen, Kjell Einar Erikstad, Geir Wing Gabrielsen, H. Grant Gilchrist and Joël Bêty

*Journal of Animal Ecology*, 2017, 86 : 3. (doi : 10.1111/1365-2656.12643). Data available from the Dryad Digital Repository: <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.n026d>

#### *Contributions des auteurs (initiales)*

Préparation des jeux de données (LG, SAH, KEE, GWG)

Récolte des données (LG, SAH, KEE, GWG, HGG)

Analyse des données (LG, SD, RP)

Interprétation des résultats (LG, SD, SAH, KEE, HGG, JB)

Rédaction du manuscrit (LG)

Commentaires et correction du manuscrit (LG *et al.*)

Financements (LG, SD, HGG, JB)

*Lieux géographiques* : Québec, Norvège, Canada, Nunavut, Svalbard

*Conférences* : 3 nationales (Montréal, Québec et Halifax au Canada) et 1 internationale (Reykjavik en Islande)

## 1.1 Résumé

(1) Comprendre comment les individus et les populations répondent aux fluctuations des conditions climatiques est crucial pour expliquer et anticiper les changements des systèmes écologiques. La plupart des études portent sur les impacts du climat sur une population sans prendre en considération l'hétérogénéité inter- et intra-populationnelle. Pourtant, comparer des populations géographiquement dispersées limite le risque de généralisation faussée et aide à améliorer les modèles écologiques et démographiques.

(2) Notre but était de déterminer si des différences de migration entre et au sein des populations induiraient de l'hétérogénéité inter- et intra-populationnelle dans la réponse de la survie à des fluctuations climatiques hivernales. Nous avons utilisé comme modèle d'étude l'eider à duvet (*Somateria mollissima*), une espèce de canard de marin à la distribution circompolaire, qui est fortement affecté par les conditions climatiques durant plusieurs phases de son cycle annuel.

(3) Des données de Capture-Marquage-Recapture (CMR) ont été collectées dans deux populations arctiques (nord du Canada et Svalbard) et une subarctique (nord de la Norvège) sur des périodes de 18, 15 et 29 années respectivement. Ces trois populations ont des tactiques de migration différentes et sont soumises à différentes conditions climatiques hivernales. En utilisant des modèles de mélange et multi-états, nous avons évalué le lien entre la survie des eiders femelles et les conditions hivernales, mesurées par l'indice d'Oscillation de l'Atlantique du Nord (O.A.N).

(4) Nous avons trouvé que les conditions météorologiques affectaient la survie des eiders femelles dans chacune de ces trois populations. Cependant, des mécanismes différents semblaient être impliqués. La survie des deux populations arctiques et migratrices était impactée directement par les variations de O.A.N, tandis que celle de la population subarctique et résidente était impactée par l'O.A.N avec des décalages temporels de deux à trois ans. De plus, nous avons trouvé des indices d'hétérogénéité

intra-populationnelle dans la réponse à l'O.A.N hivernal au niveau de la survie des eiders de la population canadienne, dont les individus migrent dans des aires d'hivernage distinctes.

(5) Nos résultats illustrent comment les individus et les populations de la même espèce peuvent présenter une réponse différente aux variations climatiques. Nous supposons que la variation trouvée dans la réponse de la survie des oiseaux aux conditions hivernales s'explique en partie par leur différence de tactiques migratoires. Détecter et prendre en compte cette hétérogénéité inter- et intra-populationnelle améliorera nos prédictions concernant la réponse de la faune sauvage aux changements globaux.

*Mots-clés* : Oiseaux marins; Stratégies d'histoire de vie; O.A.N; Modèles multi-événements; Etats cachés; Modèle de mélange; Arctique

## 1.2 Abstract

(1) Understanding how individuals and populations respond to fluctuations in climatic conditions is critical to explain and anticipate changes in ecological systems. Most such studies focus on climate impacts on single populations without considering inter- and intra-population heterogeneity. However, comparing geographically dispersed populations limits the risk of faulty generalizations and helps to improve ecological and demographic models.

(2) We aimed to determine whether differences in migration tactics among and within populations would induce inter- or intra-population heterogeneity in survival in relation to winter climate fluctuations. Our study species was the Common eider (*Somateria mollissima*), a marine duck with a circumpolar distribution, which is strongly affected by climatic conditions during several phases of its annual cycle.

(3) Capture-mark-recapture (CMR) data were collected in two arctic (northern Canada and Svalbard) and one subarctic (northern Norway) population over a period of 18, 15 and 29 years, respectively. These three populations have different migration tactics and experience different winter climatic conditions. Using multi-event and mixture modelling, we assessed the association between adult female eider survival and winter conditions as measured by the North Atlantic Oscillation index.

(4) We found that winter weather conditions affected survival of female eiders from each of these three populations. However, different mechanisms seemed to be involved. Survival of the two migrating arctic populations was impacted directly by changes in the NAO, whereas the subarctic resident population was affected by the NAO with time lags of two to three years. Moreover, we found evidence for intra-population heterogeneity in the survival response to the winter NAO in the Canadian eider population, where individuals migrate to distinct wintering areas.

(5) Our results illustrate how individuals and populations of the same species can vary in their responses to climate variation. We suspect that the found variation in survival response of birds to winter conditions is partly explained by differences in migration tactic. Detecting and accounting for inter- and intra-population heterogeneity will improve our predictions concerning the response of wildlife to global changes.

*Key-words* : Seabirds; Life history strategy; NAO; multi-event; Hidden states; mixture models; Arctic



### 1.3 Introduction

Reported impacts of climate warming on free-living populations typically focused on a single population (e.g. see review in (Barbraud 2010; Oro 2016) but see (Post & Forchhammer 2002; Harris *et al.* 2005; Jenouvrier *et al.* 2009b). Populations of the same species may be characterized by various life history strategies (Réale *et al.* 2010; Schultner *et al.* 2013) and exposed to diverse environmental conditions. As a consequence, they may respond differently to changing environmental conditions, particularly among migratory species where the effects of winter conditions on vital rates and population dynamics may depend on their migration tactic (Sedinger *et al.* 2011; Alves *et al.* 2013). For instance, migration could by itself jeopardize survival and reproductive success due to high energetic or physiological costs (Wikelski *et al.* 2003; McWilliams *et al.* 2004; Morrison, Davidson & Wilson 2007) and these costs may be exacerbated by harsh winter conditions. Demographic responses to winter conditions can thus differ between populations depending on their migration tactics.

The apparent link between changes in the environment and the demographic response of a given population may also be affected by among-individual heterogeneity within the same population. For example, birds migrating through geographical locations that are characterized by different environmental conditions can induce important variation among individuals originating from the same population. These differences can have a direct effect on individual survival and/or carry-over effects on their subsequent breeding phenology (Alves *et al.* 2013), breeding success (Norris *et al.* 2004), or breeding probability (Sedinger *et al.* 2011). Such individual heterogeneity may strongly affect our understanding of population responses to environmental change. Indeed, in the extreme scenario where some individuals winter in an area in which environmental conditions improve while others winter in an area where conditions deteriorate, the relation between environmental conditions and vital rates or population dynamics may be difficult to detect and interpret. Individual

heterogeneity in migratory behaviour thus needs to be taken into account when considering population responses to global change.

Large scale climate indices, such as the North Atlantic Oscillation (NAO; (Hurrell *et al.* 2003) are often used as proxies of environmental conditions. Examining how populations respond to such indices could help in understanding the complex interactions between weather and ecological processes (Stenseth *et al.* 2003; Hallett *et al.* 2004; Straile & Stenseth 2007), particularly for migratory species that use very large geographical areas. The NAO is known to be a strong driver of climate variability in the north Atlantic Ocean and particularly so in winter (Hurrell & Dickson 2004). It integrates both temporal and spatial components of several weather variables including air temperature, wind, and precipitation (Stenseth & Mysterud 2005). In birds, the NAO may influence winter distributions (Zipkin *et al.* 2010), breeding success (Lehikoinen, Kilpi & Öst 2006; Sandvik, Coulson & SÆTHER 2008), adult survival (Grosbois & Thompson 2005; Sandvik *et al.* 2005; Sandvik, Coulson & SÆTHER 2008), and population dynamics (Thompson & Grosbois 2002; Morrisette *et al.* 2010). However, the winter NAO can be associated with different local climatic conditions depending on the specific geographical area considered. For example, links between NAO and local sea surface temperatures vary between the northeast and northwest North Atlantic (Sandvik, Coulson & SÆTHER 2008). Hence, for species characterised by strong heterogeneity in migratory behaviour, this spatial variation of NAO effects should be taken into account when interpreting wildlife population dynamics.

In this study, we analysed the associations between winter NAO and female adult survival among three Common eider (*Somateria mollissima*) populations, two arctic and one subarctic. Birds from these three populations disperse over a wide geographical range within the North Atlantic during winter, and have different post-breeding migration tactics (Mosbech *et al.* 2006a; Hanssen *et al.* 2016). The links

between regional climatic fluctuations and winter NAO differ among eider wintering areas (Tableau 1.1) and we would thus expect inter- and intra-population heterogeneity in the association between eider survival and winter NAO. More specifically, survival of eiders breeding in the Canadian Arctic should be negatively correlated with positive winter NAO, as positive values are associated with greater storm activity and lower air temperatures on the wintering areas of this population (Gillett, Graf & Osborn 2003; Hurrell *et al.* 2003). Most eiders breeding in Svalbard overwinter in Iceland where a positive NAO is characterized by strong winter storms (Tableau 1.1). Their adult survival should therefore also be negatively and directly associated with the winter NAO. Conversely, we predicted a positive effect of winter NAO on survival of eiders breeding in northern Norway, where positive winter NAO is characterized by higher air and sea surface temperatures for this resident population (Tableau 1.1). Finally, we expected intra-population heterogeneity in the survival response to winter NAO fluctuations within the Canadian population whose individuals can migrate to two distinct wintering areas (Mosbech *et al.* 2006a). Our limited dataset did not allow us to test for individual heterogeneity in response to winter conditions in Svalbard, where individuals also migrate to two different wintering areas.

**Tableau 1.1** Changes in winter (December-March) environmental variables on Common eider wintering grounds associated with an increase of 1 unit in the winter NAO. Eiders nesting in the Canadian Arctic (East Bay) migrate to their wintering areas located in southwest Greenland, Labrador, Newfoundland or Gulf of St-Lawrence. Birds nesting in Svalbard (Prins Heinrich) migrate and spend the winter either in northern Iceland or in northern Norway. Finally, eiders nesting in northern Norway (Grindøya) are resident and winter in the vicinity of their breeding site. Storm activity stands for mean storm track anomalies expressed in terms of amplitude (gpm: geopotential meters =  $\text{m}^2.\text{s}^{-2}$ ).

	Southwest Greenland	Northern Labrador	Southern Labrador	Gulf of St-Lawrence and Newfoundland	Northern Iceland	Northern Norway	References <sup>a</sup>
Surface temperatures (1900-2009)	<b>Negative</b> -0.5 to -0.3°C	<b>Negative</b> -0.5 to -0.4°C	<b>Negative</b> -0.25 to -0.15°C	<b>Negative</b> -0.2 to -0.1°C	<b>Null</b>	<b>Positive</b> 0.1 to 0.2°C	Møller, Fiedler & Berthold 2010 (Fig. 2.8)
Precipitation (1979-2013)	<b>Positive</b> 0 to 0.15 mm.day <sup>-1</sup>	<b>Negative</b> -0.15 to -0.3 mm.day <sup>-1</sup>	<b>Negative</b> -0.15 to -0.3 mm.day <sup>-1</sup>	<b>Negative (north)</b> 0 to -0.15 <b>Positive (south)</b> 0 to 0.3 mm.day <sup>-1</sup>	<b>Positive</b> 0.3 to 0.6 mm.day <sup>-1</sup>	<b>Positive</b> 0 to 0.3 mm.day <sup>-1</sup>	Hurrell & Deser 2015 (Fig.2)
Storm activity (1958-1998)	<b>Positive</b> 0 to 4 <u>gpm</u>	<b>Positive</b> 0 to 2 <u>gpm</u>	<b>Positive</b> 4 to 6 <u>gpm</u>	<b>Positive</b> 4 to 8 <u>gpm</u>	<b>Positive</b> 5 to 7 <u>gpm</u>	<b>Positive</b> 4 to 6 <u>gpm</u>	Hurrell & Deser 2009 (Fig. 12)

## 1.4 Materials and methods

### 1.4.1 Study sites and eider populations

The Common eider (*Somateria mollissima*) is the largest sea-duck species in Europe and North America, mostly breeding in the Arctic. We worked on female eiders only, which are strongly philopatric (e.g. (Sonsthagen *et al.* 2009) and start breeding at 2-3 years old (Baillie & Milne 1982). Although the exact age of individuals was unknown, all birds used in our analyses are adults as they were captured at the breeding colony during the nesting period. Data available from the Dryad Digital Repository: <http://dx.doi.org/10.5061/10.5061/dryad.n026d>.

#### 1.4.1.1 Canadian Arctic, East Bay Island

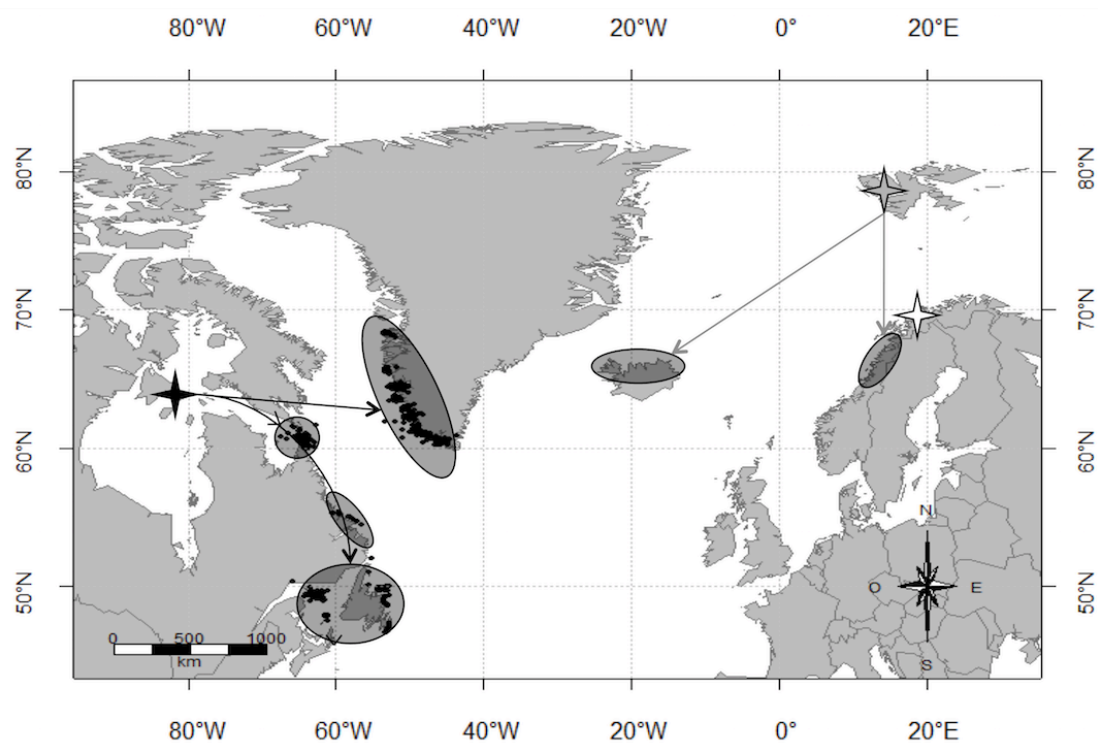
Fieldwork was conducted on a small rocky island (Mitivik Island; 0.19 km<sup>2</sup>) within the East Bay Migratory Bird Sanctuary, Southampton Island, Nunavut, Canada (64°02'N, 81°47'W; Figure 1.1) from 1996 to 2013. An average of 545 female eiders (range from 209 to 1035) were captured and measured annually just before or after the incubation period. Each year, birds were also resighted and their leg bands read from observation blinds during the laying and incubation periods. Blinds were

distributed at the periphery of the colony, which could have, in addition to the rolling topography of the island, created some detection heterogeneity among birds, as eiders breeding far from the blinds were likely less visible. About 78% of female eiders originating from East Bay Island winter in southwest Greenland and 22% in southern Atlantic Canada along southern Labrador, Newfoundland, and south to the Gulf of Saint-Lawrence (Mosbech *et al.* 2006a); Figure 1.1). Due to different associations between winter NAO and local conditions in these areas, individuals could experience different winter conditions. For example, an increase in the winter NAO leads to a greater increase of the storm activity in the Gulf of Saint-Lawrence than in southwest Greenland (Tableau 1.1). Wintering areas (December-March) of 26 eider females were defined using satellite transmitters implanted in 2001, 2003, 2012 and 2013 (Figure 1.1). The procedures for capturing, marking and band reading at East Bay are described in detail by both Mosbech *et al.* (2006) and Descamps *et al.* (2012a). In addition, avian cholera outbreaks of different severities have occurred regularly in the Canadian population since 2005, which strongly affected eider survival (Descamps *et al.* 2009; Descamps *et al.* 2012b). Birds infected by cholera typically die very quickly (Buttler 2009), and all eider carcasses of marked individuals were recovered each year on the island through a systematic survey at the end of the nesting season. To remove this cause of mortality from the analysis, we right-censored the 1119 recovered individuals that died during cholera outbreaks as this might obscure other mortality sources such as climate.

#### 1.4.1.2 Svalbard, Prins Heinrich Island

Fieldwork was carried out on Prins Heinrich Island (78°55'N, 12°00'E; Figure 1.1) on the west coast of Svalbard from 1999 to 2013. The substrate of this small island of 0.06 km<sup>2</sup> in Kongsfjorden is rock and tundra. Here, on average 55 females (range: 0 to 136) were captured annually on the nest with a noose pole. Only physical recaptures occurred at this site (no band reading at a distance). Females nesting in Svalbard breed on a flat, homogeneous island and are thus considered equally

detectable. Eiders from this colony migrate to either northern Iceland (about 75%) or northern Norway (Hanssen *et al.* 2016; Figure 1.1). Like the eiders from the Canadian Arctic, eiders originating from Svalbard could be exposed to different local conditions associated with the winter NAO. For example, an increase in the winter NAO leads to a greater increase in the storm activity in Iceland than in northern Norway (Tableau 1.1).



**Figure 1.1** Approximate winter (Dec-Mar) distribution (ellipses) of female Common eiders breeding in Canada (black star), Svalbard (grey star) and northern Norway (white star) islands. Note that winter distribution of some birds breeding in Svalbard and those breeding in northern Norway partly overlapped in winter in northern Norway. Black dots showed the winter locations of 26 females marked in Canada (East Bay) and tracked with satellite transmitters.

#### 1.4.1.3 Northern Norway, Grindøya Island

Fieldwork was conducted from 1985 to 2013 on Grindøya near Tromsø, northern Norway (69°49'N, 18°15'E, Figure 1.1). Grindøya is an island of 0.65 km<sup>2</sup>, where 200-500 pairs of Common eiders breed annually in habitats including beach, stunted forest or bushes. This variation in nesting habitats could induce individual heterogeneity in detection rate. An average of 106 female eiders (range: 42 to 235) were captured on the nest annually with a noose pole during the incubation period. Only physical recaptures occurred at this site (no band reading at distance). Females from Grindøya are resident and spend the winter in the vicinity (within 50 km) of their breeding location in northern Norway (Bustnes & Erikstad 1993) where all birds are exposed to the same winter conditions.

#### 1.4.2 Winter North Atlantic Oscillation

Winter North Atlantic Oscillation (NAO) values are based on the difference in normalized sea level pressure between Lisbon, Portugal and Stykkisholmur/Reykjavik, Iceland.

Data from <https://climatedataguide.ucar.edu/climate-data/hurrell-north-atlantic-oscillation-nao-index-station-based> were used in the analysis. We defined the winter NAO as monthly NAO values averaged from December to March, when all the birds were on their wintering grounds. We considered winter NAO with and without time lags of one to three years. For each wintering area, the associations between local climatic variables and winter NAO are presented in Tableau 1.1.

#### 1.4.3 Mark-recapture modelling procedure

##### 1.4.3.1 Goodness-of-fit

The first step of survival modelling is to check the fit of our dataset to the reference model with Goodness-of-fit (GOF) tests. These tests indicate whether or not heterogeneity among individuals is statistically significant. GOF tests are well

developed for single state capture-recapture models (Lebreton *et al.* 1992; Pradel, Gimenez & Lebreton 2005) but not for multi-event ones (Pradel 2005). Thus, for each colony, we first performed a standard GOF test for the single-state Cormack-Jolly-Seber (CJS) model (Burnham 1987), where individual heterogeneity in detection probability tends to induce both apparent transience (Pradel *et al.* 1997) and apparent trap-happiness (Pradel 1993). In case these transience (test 3.SR) and trap-happiness (test 2.CT) components of the GOF test for CJS models were statistically significant and when individual detection heterogeneity is expected (Canadian and northern Norway populations), we derived an approximate GOF for models where individual detection heterogeneity (IDH-models, models including two mixture classes of heterogeneity in the detection, see below) was accounted for, following Péron *et al.* (2010). If this corrected test was still statistically significant (i.e. if some unexplained lack of fit remains even after accounting for individual heterogeneity), this was taken into account using an overdispersion coefficient ( $\hat{c}$ ) for the calculus of the model selection criterion (see below).  $\hat{c}$  was calculated for each colony as the ratio between the overall non-directional  $\chi^2$ -statistic (obtained by removing the squared directional test statistics  $z^2$  from their respective main components 3.SR and 2.CT of the standard GOF test) and the corresponding degrees of freedom (Péron *et al.* 2010). All the GOF test components were computed using U-CARE (Choquet *et al.* 2009).

GOF tests results are presented in AppendixS1 (Table S1). The directional tests for transience (3.SR) and trap-happiness (2.CT) were both statistically significant for the Canadian and Norwegian populations, supporting our prediction that individual heterogeneity in detection may occur in those two populations. For the Canadian population, the overall corrected GOF test of the IDH-model still proved statistically significant, and we thus used a  $\hat{c}$  of 2.79. For the Svalbard population, the CJS model fitted the capture-recapture data despite a moderate but statistically significant transience effect. Our umbrella model was thus a model including two survival



groups: survival of the first transient-group corresponds to the survival from the first capture to the subsequent year, and includes all the bias due to the presence of transients. Survival of the second transient-group (i.e. survival from one year after the first capture onwards) is an unbiased survival estimate of residents (Pradel *et al.* 1997). The inclusion of a transient effect in survival for eiders from Svalbard did not significantly improve the model fit (Table S2 in AppendixS1). This means that the chance of recapturing individuals that have only been caught once before compared to those captured several times did not markedly differ. This transient effect was thus not included in subsequent models when testing for winter NAO effects for the Svalbard population (Tableau 1.2). For the northern Norwegian population, the corrected 3.SR and 2.CT tests as well as the overall corrected GOF test of the IDH-model proved statistically significant. To take this remaining lack of fit into account, we performed our model selection using a  $\hat{c}$  of 1.49.

**Tableau 1.2** Analysis of deviance (ANODEV) results of the effect of winter NAO without or with time lag of one (NAO1), two (NAO2) or three (NAO3) years on female adult survival ( $\phi$ ) of Common eider breeding in Canada (East Bay 1996-2013), Svalbard (Prins Heinrich 1999-2013) or northern Norway (Grindøya 1985-2013). Due to a lack of data for Prins Heinrich (see above), two groups of heterogeneity were considered only for Grindøya and East Bay, additively (e.g. h+NAO) or in interaction (e.g. h\*NAO) with the covariate. ‘np’ is the number of parameters.

*Significant ANODEV results are in bold.  $n$  is the number of survival estimates obtained from model  $F_t$  (fixed effect model with a time effect, see formula above),  $j$  the number of parameters required to describe the relationship between survival and the focal climatic covariate (equal to two in simple cases: a slope and an intercept),  $F_{j-1, n-j}$  the ANODEV test statistic following a Fisher-Snedecor distribution with  $j-1$  and  $n-j$  degrees of freedom,  $p$  the  $p$ -value of the ANODEV test and  $R_{Dev}^2$  the proportion of the survival variation explained by the covariate (see Grosbois *et al.* (2008) for details on these tests).*

Model	np	Deviance	Criterion	$\Delta$ Criterion	$F_{j-1,n-j}$	p	$R^2_{Dev}$	Weight
Canada (East Bay) $\hat{c} = 2.79$								
			QAIC	$\Delta$ QAIC				
$\varphi(h^*NAO) p_{h+t}$	<b>23</b>	<b>21372.49</b>	<b>7704.85</b>	<b>0.00</b>	<b>4.66</b>	<b>0.009</b>	<b>0.32</b>	<b>0.903</b>
$\varphi(h+NAO) p_{h+t}$	22	21390.69	7709.36	4.51	3.25	0.067	0.30	0.095
$\varphi(h^*NAO1) p_{h+t}$	23	21407.93	7717.55	12.70	2.47	0.081	0.20	0.002
$\varphi(NAO) p_{h+t}$	<b>21</b>	<b>21426.26</b>	<b>7720.10</b>	<b>15.25</b>	<b>6.77</b>	<b>0.020</b>	<b>0.31</b>	0.000
$\varphi(h+NAO1) p_{h+t}$	22	21444.44	7728.62	23.77	0.72	0.502	0.09	0.000
$\varphi(h+NAO3) p_{h+t}$	22	21463.82	7735.57	30.72	0.08	0.925	0.01	0.000
$\varphi(h^*NAO2) p_{h+t}$	23	21459.83	7736.15	31.30	0.23	0.876	0.02	0.000
$\varphi(h+NAO2) p_{h+t}$	22	21465.57	7736.20	31.35	0.03	0.975	0.00	0.000
$\varphi(h^*NAO3) p_{h+t}$	23	21461.59	7736.78	31.93	0.17	0.918	0.02	0.000
$\varphi(NAO1) p_{h+t}$	21	21478.13	7738.69	33.84	1.53	0.235	0.09	0.000
$\varphi(NAO3) p_{h+t}$	21	21498.19	7745.88	41.02	0.12	0.732	0.01	0.000
$\varphi(NAO2) p_{h+t}$	21	21499.51	7746.35	41.50	0.04	0.850	0.00	0.000
Svalbard (Prins Heinrich) $\hat{c} = 1.00$								
			AICc	$\Delta$ AICc				
$\varphi(NAO) p_t$	16	1704.12	1736.79	0.00	4.55	0.054	0.27	0.627
$\varphi(NAO2) p_t$	16	1706.58	1739.24	2.46	2.21	0.163	0.16	0.184
$\varphi(NAO3) p_t$	16	1707.43	1740.10	3.31	1.54	0.238	0.11	0.120
$\varphi(NAO1) p_t$	16	1708.53	1741.19	4.41	0.78	0.395	0.06	0.069
Northern Norway (Grindøya) $\hat{c} = 1.49$								
			QAICc	$\Delta$ QAICc				
$\varphi(NAO2) p_{h+t}$	<b>32</b>	<b>8419.57</b>	<b>5719.96</b>	<b>0.00</b>	<b>12.13</b>	<b>0.002</b>	<b>0.32</b>	<b>0.624</b>
$\varphi(h+NAO2) p_{h+t}$	<b>33</b>	<b>8419.34</b>	<b>5721.86</b>	<b>1.89</b>	<b>5.96</b>	<b>0.007</b>	<b>0.31</b>	<b>0.242</b>
$\varphi(h^*NAO2) p_{h+t}$	<b>34</b>	<b>8418.45</b>	<b>5723.31</b>	<b>3.34</b>	<b>6.70</b>	<b>0.001</b>	<b>0.28</b>	<b>0.117</b>
$\varphi(NAO3) p_{h+t}$	<b>32</b>	<b>8432.14</b>	<b>5728.41</b>	<b>8.44</b>	<b>7.29</b>	<b>0.012</b>	<b>0.22</b>	<b>0.009</b>
$\varphi(h^*NAO3) p_{h+t}$	<b>34</b>	<b>8428.55</b>	<b>5730.09</b>	<b>10.12</b>	<b>4.59</b>	<b>0.006</b>	<b>0.21</b>	<b>0.004</b>
$\varphi(h+NAO3) p_{h+t}$	<b>33</b>	<b>8432.08</b>	<b>5730.41</b>	<b>10.45</b>	<b>3.53</b>	<b>0.044</b>	<b>0.21</b>	<b>0.003</b>
$\varphi(NAO1) p_{h+t}$	32	8446.39	5737.98	18.02	3.09	0.090	0.11	0.000
$\varphi(h^*NAO1) p_{h+t}$	34	8444.76	5739.68	19.71	1.88	0.240	0.10	0.000
$\varphi(h+NAO1) p_{h+t}$	33	8445.88	5740.98	21.01	1.51	0.145	0.10	0.000
$\varphi(NAO) p_{h+t}$	32	8459.51	5746.79	26.83	0.07	0.789	0.00	0.000
$\varphi(h+NAO) p_{h+t}$	33	8458.70	5748.30	28.33	0.03	0.973	0.00	0.000
$\varphi(h^*NAO) p_{h+t}$	34	8458.70	5750.33	30.37	0.03	0.992	0.00	0.000

#### 1.4.3.2 Individual heterogeneity modelling

Individual heterogeneity in detection rates may bias survival estimates if not accounted for (Vaupel, Manton & Stallard 1979; Pradel *et al.* 1997) because it violates the fundamental assumption of parameter homogeneity in CMR models (Lebreton *et al.* 1992) and can lead to flawed inferences (Burnham & Anderson 2002). A priori knowledge on the study system should be the most reliable cue when deciding which form of individual heterogeneity to incorporate in CMR models (Péron *et al.* 2010). We had a priori reasons to expect heterogeneity in the survival response to winter NAO between two groups within the migratory Canadian population, as individuals can use two distinct wintering areas with different weather conditions. We thus built Capture-Marked-Recapture multi-event (Pradel 2005) models with a finite mixture structure (Pledger, Pollock & Norris 2003) in detection (Péron *et al.* 2010; Pradel *et al.* 2010) and/or in survival probabilities as required by the particular data set (see study sites and populations description). Mixture models are known to be an efficient way to account for heterogeneity of undetermined origin and using two classes is generally considered sufficient (Pledger, Pollock & Norris 2003). When, like here, a specific form of heterogeneity is expected, there is no guarantee that the two classes correspond to the hypothesized groups. The detection of two classes by model selection should thus not be taken as evidence that these groups are indeed present. In particular, if individuals known to belong to the same hypothesized group are not classified similarly, or if, while put in the same class, the class attributes depart from what is expected, the classes most likely do not reflect the hypothesized groups. Conversely, if the class attributes fit closely the attributes expected, this is some indication that the hypothesized groups may indeed structure the population. Here we examined if the frequency of the classes and the response of survival to the winter NAO within each class fit the expectations for the two migration groups known to exist within the Canadian population. We thus considered two discrete classes of heterogeneity (hereafter “hidden classes”; we also built a

model with three classes, see TableS5 in AppendixS1) with no possible transitions between them, as in survival probabilities the two classes intended to reflect individually fixed migration behaviour. Indeed, individual female common eiders tracked by satellite from two of our study populations appeared to have consistent wintering areas from year to year (G. Gilchrist unpubl. data for Canada and Hanssen *et al.* (2016) for Svalbard). Moreover, these two survival groups were expected to respond differently to the winter NAO (see Introduction).

In a preliminary analysis, we tested whether heterogeneity occurred independently in survival and detection rates (description of independent and dependent model structures in AppendixS1; Table S5) for the populations from Canada and northern Norway. This preliminary analysis showed that, in both populations, models performed better (lower QAIC) when heterogeneities in detection and survival were linked (TableS6 in AppendixS1). Our model selection was therefore based on heterogeneity with the dependent model structure (TableS6 in AppendixS1). This apparent association between heterogeneity in detection and in survival is discussed (see below). Preliminary analyses (TableS2 in AppendixS1) confirmed our assumptions of individual heterogeneity in detection for the Canadian Arctic and northern Norway populations. We thus modelled time-variation in detection rates with an additive effect between the two “hidden classes”, which means that one class was more detected than the other and the detection of both classes fluctuated over time in parallel. In Svalbard, eider detection rates varied over time and no heterogeneity was included.

#### 1.4.3.3 Model Selection

We investigated the effect of winter NAO on survival with and without taking survival heterogeneity among individuals into account. We considered that variations in NAO affected the different classes of eiders either additively (i.e. the link between survival and the NAO is the same in the two classes (same slope) but one class has

higher rates than the other (different intercept), noted “+” in Tableau 1.2), in interaction (i.e. survival of the two classes responds differently to the NAO (different slope and different intercept), noted “\*” in Tableau 1.2) or in the same way (i.e. both classes have the same survival with the same answer to variations in NAO (same slope and same intercept), Tableau 1.2).

We used the Akaike’s information criterion to rank our models ((Burnham & Anderson 2002), adjusted for overdispersion (Quasi-Akaike’s information criterion, QAIC) for the Canadian population, adjusted for small sample size (Second-Order Akaike’s information criterion, AICc) for the Svalbard population and adjusted for both overdispersion and small sample size (QAICc) for the Norwegian population, in which small sample size issue ( $n/K < 40$  with  $n$  the number of observations and  $K$  the number of estimable parameters; (Burnham & Anderson 2002) were detected only in models without covariate and with time interaction. The lower the AIC, the better the trade-off between prediction bias and parsimony. If the difference in AIC values between two models is  $< 2$ , the models are deemed to have equal statistical support and in case of nested models, the simplest was preferred (Burnham & Anderson 2002).

In a second step, we performed analyses of deviance (ANODEV, (Grosbois *et al.* 2008) to test whether or not variations in NAO were associated with variation in eider survival in each population (Grosbois *et al.* 2008) and we calculated the proportion of

deviance (Dev) explained by a given covariate as:  $R_{Dev}^2 = \frac{Dev(F_{cst}) - Dev(F_{co})}{Dev(F_{cst}) - Dev(F_t)}$ ;  $F_{cst}$ ,

$F_t$  and  $F_{co}$  refer respectively to models with constant, time and covariate effects (results in Tableau 1.2). These models need to be comparable in the calculus of the  $R_{Dev}^2$ , e.g. the ANODEV test of the model  $\phi(h*NAO) p_{h+t}$  used the deviance of the constant model  $\phi_h p_{h+t}$  and the temporal model  $\phi_{h*t} p_{h+t}$  whereas the ANODEV test of the model  $\phi(NAO) p_{h+t}$  used the deviance of the constant model  $\phi. p_{h+t}$  and the

temporal model  $\phi_t p_{h+t}$ . Thus, the  $R^2_{Dev}$  of models with and without heterogeneity are not comparable. The model including environmental covariates ( $F_{co}$ ) gives us the slope and the intercept of the relation between survival and winter NAO, so we can look at the slope to define the relation.

#### 1.4.3.4 Post hoc validation

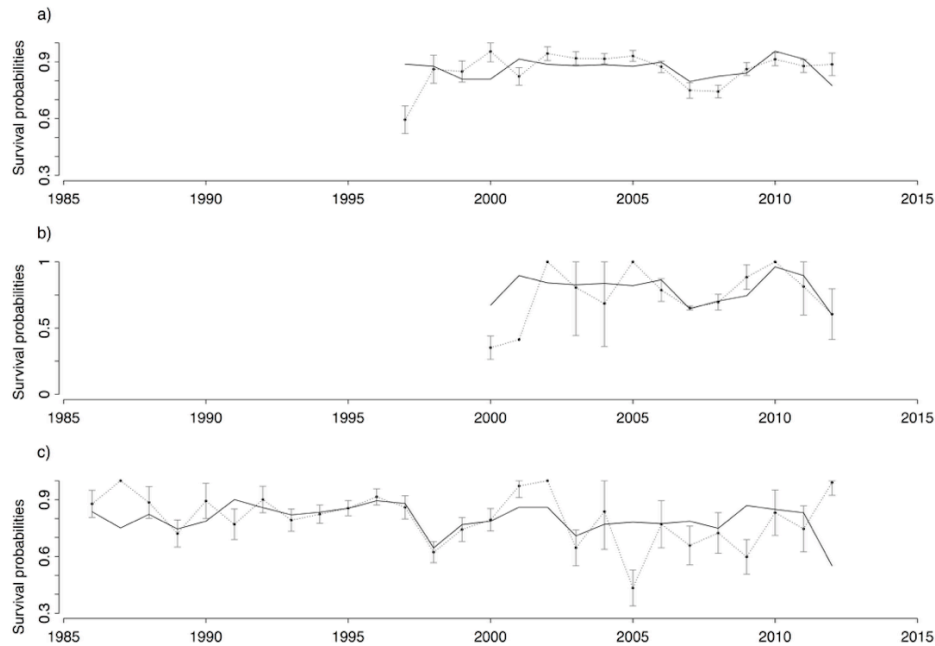
To test our hypothesis that survival heterogeneity was related to different wintering grounds for the Canadian population, we considered the 26 females tracked by satellite and compared their wintering area with the survival class they belong to. Indeed, for each mixture model, E-Surge program computes the probability that each female (or, more exactly, each capture history) belongs to one class or the other. We can thus obtain a posteriori their allocation to the two “hidden” classes (“history state dependent probability” in (Choquet & Nogue 2011)). We then used this post hoc allocation probability to determine whether or not females with similar migration tactics would be merged together in the same class. We arbitrarily defined a threshold probability of 80%, at which we considered a female reliably assigned to one or the other class. Although implanting eider females with transmitters could potentially impact their survival (Fast *et al.* 2011), preliminary analysis showed that incorporating females tracked by satellite did not affect our results for the Canadian population.

We analysed 3890, 515 and 1312 individual encounter histories of female Common eiders respectively from the Canadian Arctic (East Bay), Svalbard (Prins Heinrich) and northern Norway (Grindøya). Models were implemented in program E-SURGE (Choquet, Rouan & Pradel 2009). The implementation in practice of the CMR mixture models in program E-SURGE is given in AppendixS2.

## 1.5 Results

### 1.5.1 Heterogeneity between populations in the response to winter NAO

In the Canadian Arctic population, adult eider survival was negatively related, with no time lag, to a positive winter NAO ( $R_{Dev}^2 = 0.31$ ; slope on a logit scale =  $-0.47 \pm 0.10$  SE; model  $\phi(\text{NAO}) p_{h+t}$ ; Tableau 1.2; Figure 1.2a), which is associated with colder temperatures and higher storm activity in their wintering areas (Tableau 1.1). Positive winter NAO with a one- to three-year time lag did not influence adult female survival (models  $\phi(\text{NAO1 to NAO3}) p_{h+t}$ ; Tableau 1.2).



**Figure 1.2** Survival probabilities ( $\pm$ SE) of eiders breeding in a) Canada b) Svalbard and c) northern Norway from the time dependent models (dashed line; respectively models  $\phi_t p_{h+t}$ ,  $\phi_t p_{h+t}$  and  $\phi_t p_t$ ; TableS2 AppendixS1) and winter NAO models with a two-years time lag (solid line; northern Norway; model  $\phi(\text{NAO2})$ ; Tableau 1.2) and without time lag (solid line; Canada and Svalbard; model  $\phi(\text{NAO})$ ; Tableau 1.2).

In Svalbard, survival of eiders from Svalbard tended to be negatively associated with a positive winter NAO (higher precipitation and storm activity in their winter location) with no time lag ( $R^2_{Dev} = 0.28$ ; slope on a logit scale =  $-0.76 \pm 0.40$  SE; model  $\phi(\text{NAO}) p_t$ ; Tableau 1.2; Figure 1.2b). As in Canada, no effect of the winter NAO with any time lag was detected (Tableau 1.2).

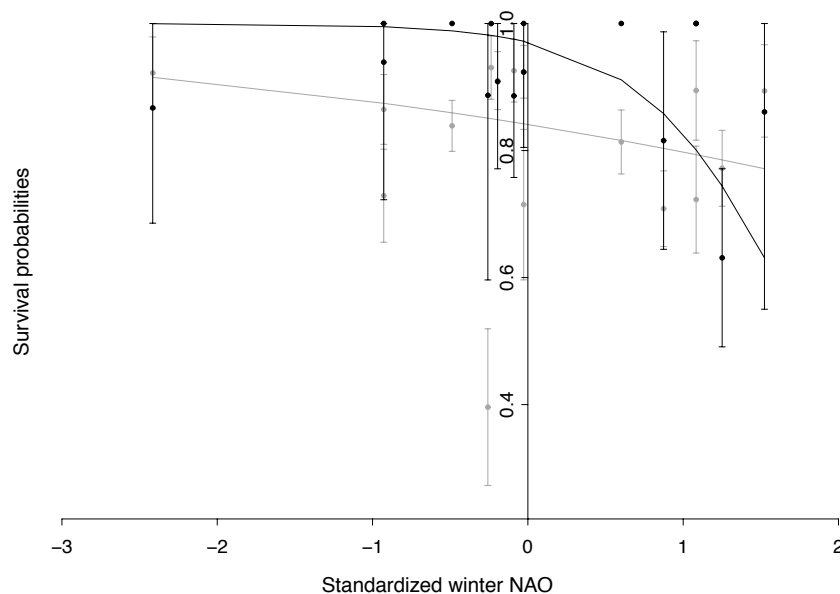
In northern Norway, survival was positively linked to a positive winter NAO (warmer temperatures and higher storm activity, Tableau 1.1) with a lag of 2 years ( $R^2_{Dev} = 0.32$ ; slope on a logit scale =  $0.46 \pm 0.07$  SE; model  $\phi(\text{NAO}2) p_{h+t}$ ; Tableau 1.2; Figure 1.2c) although also positively linked to winter NAO with a lag of 3 years ( $R^2_{Dev} = 0.22$ ; slope on a logit scale =  $0.53 \pm 0.09$  SE; model  $\phi(\text{NAO}3) p_{h+t}$ ; Tableau 1.2). There was no relationship between winter NAO with no time lag and survival ( $p=0.79$ ; model  $\phi(\text{NAO}) p_{h+t}$ ; Tableau 1.2).

#### 1.5.2 Heterogeneity between eiders of the same population in their response to winter NAO

In the Canadian breeding colony, we found detectable heterogeneity in the eiders survival response to the winter NAO with no time lag. Indeed, including individual heterogeneity greatly improved the model fit (i.e. lowering QAIC by >15 units and higher QAIC weight; models  $\phi(h*\text{NAO}) p_{h+t}$  vs.  $\phi(\text{NAO}) p_{h+t}$ ; Tableau 1.2; Figure 1.3), suggesting that different individuals (in terms of survival) are present in this population and respond differently to the covariate. Although survival of all individuals responded negatively to the colder temperatures and stronger storms associated with positive winter NAO, the relationship between survival and winter NAO differed between them. Indeed, in our model, survival of ca.  $78\% \pm 0.06\text{SE}$  of individuals (class H1) declined moderately with increasing winter NAO (slope of  $-0.33 \pm 0.10\text{SE}$  on a logit scale), whereas the other class (H2) responded more strongly (slope of  $-1.98 \pm 0.75\text{SE}$  on a logit scale (Figure 1.3). The average survival from these two classes of females ( $\phi(h*\text{NAO})$ , Tableau 1.2) differed by ca. 10% ( $0.83 \pm 0.01\text{SE}$



for class H1 corresponding to 78% of females and  $0.91 \pm 0.02\text{SE}$  for class H2 corresponding to 22% of females;  $p = 0.0001$ ; Table S4 AppendixS1). Their average detection probabilities were also different ( $0.58 \pm 0.02\text{ SE}$  for class H1 and  $0.24 \pm 0.04\text{ SE}$  for class H2; Table S4 AppendixS1). These results prove the existence of heterogeneity, but are not evidence of two classes. However, using the post hoc allocation probabilities (i.e. the probability of being associated to one of these two groups), we found that 54% (14 out of 26) of the females tracked with satellite transmitters could be associated by our model to one of these two classes with a probability  $\geq 80\%$  (Table S3 AppendixS1). Among these 14 females, 13 (93%) belonged to class H1 and 12 of them migrated to southwest Greenland and northern Labrador, which are areas similarly impacted by the winter NAO (Tableau 1.1).



**Figure 1.3** Survival estimates ( $\pm\text{SE}$ ) of adult females breeding in the Canadian Arctic (y-axis) from the time dependent model with heterogeneity (isolated points; model  $\phi_{h,t}p_{h+t}$ ; TableS2 AppendixS1) and predicted lines from the winter NAO model with heterogeneity (model  $\phi(h*\text{NAO})$ ; Tableau 1.2) as a function of the standardized winter NAO without time lag (x- axis). Group H1 estimates are in grey and group H2 estimates in black. No estimate of SE is provided by program E-SURGE for points on the boundary.

In northern Norway, we detected individual heterogeneity in the survival response to the two-years-lagged winter NAO with an additive effect ( $R_{dev}^2 = 0.31$ ; model  $\phi(h+NAO2) p_{h+t}$ ; Tableau 1.2), although this model was not markedly different from the model without heterogeneity in terms of QAICc ( $\phi(NAO2) p_{h+t}$ ; Tableau 1.2). This means that all individuals responded in the same way to the two-years-lagged winter NAO fluctuations (same slope of  $0.46 \pm 0.09$  SE on a logit scale), but some had a slightly higher survival on average than others ( $0.80 \pm 0.01$  SE versus  $0.79 \pm 0.02$  SE).

## 1.6 Discussion

### 1.6.1 Heterogeneity between populations response to winter NAO

Female eider survival was associated with winter NAO in all three populations examined. This adds to the growing body of evidence suggesting that large scale climate variation influences seabird population dynamics (Grosbois & Thompson 2005; Harris *et al.* 2005; Sandvik *et al.* 2005; Hovinen *et al.* 2014; Descamps *et al.* 2015a). In each case, the winter NAO explained ca. 30% of the inter-annual variation in survival rates. However, the underlying mechanisms seem to have differed between these three geographically dispersed populations (Figure 1.1). The different associations between winter NAO and survival were consistent with a previous study reporting a direct NAO effect on female eider pre-laying body mass in the Canadian Arctic but a delayed effect in northern Norway (Descamps *et al.* 2010). In the present study, we found that survival of the eiders breeding in Canada (and Svalbard) was negatively influenced by winter NAO with no time lag, indicating direct effect of winter conditions. By contrast, survival of non-migratory eiders nesting in northern Norway was positively linked to winter NAO with lags of two or three years (Figure 1.2).

As predicted, the association between survival and winter NAO could be explained by the links between winter NAO and local weather experienced by eiders on their

wintering grounds. Indeed, eiders from the Canadian Arctic, whose survival was negatively impacted by direct winter NAO, migrated to wintering areas where high positive winter NAO values were associated with cold sea surface and air temperatures, as well as high storm activity. Similarly, eiders originating from Svalbard wintered in areas where high positive winter NAO values were associated with frequent storm activity (Tableau 1.1). Such conditions could directly lower eider overwinter survival. However, while low winter air and water temperatures may not necessarily be unfavourable to wintering eiders (Jenssen, Ekker & Bech 1989), storm activity may be detrimental. Storms can potentially increase costs of foraging (Heath, Gilchrist & Ydenberg 2006; Heath & Gilchrist 2010) and lower energetic gain, or directly decrease survival. Moreover, storms can destroy bivalves' beds at shallow depths (Reusch & Chapman 1995; Carrington 2002a; Carrington *et al.* 2009) and hence immediately decrease food availability. Previous studies have shown a negative association between survival and winter storms among migratory Mediterranean Cory's shearwaters, a long-lived seabird (Jenouvrier *et al.* 2009b; Boano, Brichetti & Foschi 2010; Genovart *et al.* 2013). The proximate mechanisms linking storms and seabird demographic parameters can likely vary among species and deserves further investigation.

By contrast, survival of eiders breeding and wintering in sheltered fjords in northern Norway, where winter NAO values were positively correlated with sea surface and air temperatures (Tableau 1.1), was positively linked with lagged winter NAO. Such lagged effects likely reflect the indirect effect (through the food chain) of oceanographic conditions on eider food availability and/or food quality (Menge, Chan & Lubchenco 2008; Descamps *et al.* 2010).

Although the observed inter-population heterogeneity can be explained by differences in the wintering locations (and thus winter conditions encountered), we suggest that migration tactics could also explain, at least in part, differences in the observed

responses to winter NAO. Unlike migrating eiders, survival of resident eiders from northern Norway was not directly affected by winter conditions. As they do not have to deal with the high energetic and physiological costs of migration (Wikelski *et al.* 2003; McWilliams *et al.* 2004; Morrison, Davidson & Wilson 2007), they may enter the winter in better body condition (more energetic reserves), which could buffer variation in winter conditions. On the other hand, eiders breeding in the Canadian Arctic may be more vulnerable because they have to complete their fall migration before coping with relatively low temperatures and strong storms during winter.

#### 1.6.2 Heterogeneity among eiders of the same population in their response to winter NAO

We expected intra-population heterogeneity in the survival response to winter NAO fluctuations within the migratory Canadian population but not in resident birds in the northern Norway population. Our results support these predictions. Indeed, individuals of the Canadian eider population respond differently to variation in winter conditions. Even if it is possible that the regressions results could be driven by some years, the models with heterogeneity were largely supported in terms of AIC. The survival of some eiders (“class” H1) was more affected (6 fold) by fluctuations in winter NAO than others (slope of  $-0.33 \pm 0.10\text{SE}$  versus  $-1.98 \pm 0.75\text{SE}$  on a logit scale). One possible explanation would involve different local effects of winter NAO on geographically distinct wintering grounds used by these birds (e.g., higher storm activity and potentially more challenging weather conditions in southern Atlantic Canada when compared to southwest Greenland, Tableau 1.1). Several results support this interpretation. Firstly, even if the attribution of individuals to a particular group may be inaccurate (Pledger, Pollock & Norris 2003), the proportions of individuals associated to each group of our model (78% of individuals were in the group H1 compared to 22% in the group H2) were identical to the proportions of eiders using the two wintering areas (78% in southwest Greenland and 22% in southern Atlantic Canada), as showed by the previous study of Mosbech *et al.* (2006) with autumn

migration satellite tracking of 18 females breeding at East Bay. Secondly, considering only individuals with a high assignment probability, 85% ( $n = 12/13$ ) of the satellite tracked individuals associated with class H1 (based on capture history) overwintered under the exact same wintering conditions (i.e., southwest Greenland and northern Labrador). Under our hypothesis, these results suggest that individuals from class H1 would overwinter in southwest Greenland and northern Labrador. Their lower average survival probability (Table S4 AppendixS1) could also be explained by higher harvesting pressure in Greenland compared to southern Atlantic Canada (Gilliland *et al.* 2009). To explain the link between detection and survival probabilities, we suggest that eiders wintering in a more favourable environment (in Greenland) would be in better average body condition when they arrive at the breeding grounds and would hence be more likely to initiate breeding than eiders wintering under less favourable conditions (Jean-Gagnon *et al.* in prep). Higher breeding propensity very likely results in higher detection probability at the breeding colony. This remains speculative and further investigations would be needed.

Indeed, we recognize that interpreting hidden heterogeneity in the survival response to environmental conditions can be difficult as many factors could contribute to inter-individual differences. For instance, intra-population heterogeneity could result from the cost of reproduction and its link to environmental conditions (Descamps *et al.* 2009) or age of individuals (Coulson *et al.* 2001), where, for example, senescent individuals survival would be more impacted by environmental conditions than prime-age ones. Therefore, while other alternatives may exist to explain our results, differences in migratory tactics are one likely explanation for the observed intra and inter-population heterogeneity. Indeed, in addition to the results in the Canadian population, eiders breeding and wintering in northern Norway faced the same winter environmental conditions and we found that the lagged winter conditions had the same impact (same slope) on survival of all birds. Thus, heterogeneity was not detected in the survival response to winter NAO, but only in survival with one group

tending to have a slightly higher mean survival than the other. This could rather be explained by differences between females in terms of reproduction cost and/or nesting habitats (e.g. sheltered versus exposed females, (Høyvik Hilde *et al.* 2016). Further investigations would be needed to better study such potential interactions.

## 1.7 Conclusion

Our study led to two key findings. Within a given species, the response of birds to winter climate fluctuations can vary substantially; some populations were affected by the NAO directly in a given year, while another was affected indirectly, most likely through delayed changes in the food web. Also, the strength of the association between survival and winter conditions can differ not only between populations (such as in (Harris *et al.* 2005) but also among individuals within the same population, likely due, here, to variation in migration tactics. Our study is unique because we used a reverse procedure based on capture history: using individual data in post hoc analyses could provide a way to confirm individual heterogeneity, a priori suspected, and identify its potential sources.

All results of our study taken together provide several clues to support our a priori hypothesis that differences in individual life-history strategies would introduce individual heterogeneity in survival response to winter conditions. The existence of such inter- and intra-population heterogeneities in the response to climatic fluctuations can affect demographic modelling and viability analyses (Coulson *et al.* 2001; Kendall *et al.* 2011). Hence, to better understand and anticipate the effects of global changes, heterogeneity should be incorporated into population models when a priori knowledge and empirical tests support its existence.

Overall, the general modelling approach we used could be extended to any other discipline where, in addition to large CMR dataset, individual information is available to confirm potential "hidden" groups present among or within populations. This could open applications and perspectives, particularly in population ecology.

Not only to better understand migratory connectivity, which is particularly challenging due to the difficulty to follow each individual and population year round (Webster *et al.* 2002), and which could be related to genetic variance among groups (Sonsthagen *et al.* 2009) and its link with life history differences; but also for example in eco-epidemiology (Bansal, Grenfell & Meyers 2007) or disease ecology studies (Lloyd-Smith *et al.* 2005) as soon as heterogeneity is suspected. One could imagine detecting groups from CMR data and combine them with satellite telemetry, genetic analyses, stable isotope information or serological data that may allow validation of the classification of individuals as a function of their wintering area, feeding behavior or physiological and immunological status.

## 1.8 Acknowledgements

We thank all of the summer research assistants who worked at the three research locations, I. Buttler and R. Kelly for data management of the Canadian population and their valuable help at different stages of this study. We particularly thank Michel D.S. Mesquita who provided constructive comments on a first draft. We thank B. Moe for providing data/advice on the Svalbard population migration. The study in Canada was supported by Environment Canada, Nunavut Wildlife Management Board, Greenland Institute of Natural Resources, Polar Continental Shelf Project, F.Q.R.N.T, Canadian Network of Centres of Excellence-ArcticNet, NSERC-C.R.S.N.G, and the Department of Indian Affairs and Northern Canada. The study in Norway was supported by the Norwegian Research Council, Univ. of Tromsø, Norwegian Institute for Nature Research, Norwegian Directorate for Nature Management and SEAPOPOP-program ([www.seapop.no](http://www.seapop.no)). The study in Svalbard was supported by the Norwegian Polar Institute and program MOSJ ([www.mosj.no](http://www.mosj.no)). The Canadian Council on Animal Care has approved this research.







## CHAPITRE II

### WINTER EXTRA-TROPICAL CYCLONES INFLUENCE SEABIRD SURVIVAL: VARIATION BETWEEN AND WITHIN COMMON EIDER POPULATIONS

Lorelei Guéry, Sébastien Descamps, Kevin Hodges, Roger Pradel, Børge Moe, Sveinn Are Hanssen, Kjell Einar Erikstad, Geir Wing Gabrielsen, H. Grant Gilchrist, Stéphanie Jenouvrier and Joël Bêty

Manuscrit soumis à *Global Change Biology* le 16 mars 2017

#### *Contributions des auteurs (initiales)*

Préparation des jeux de données (LG, KH, SAH, KEE, GWG)

Récolte des données (LG, SAH, KEE, GWG, HGG)

Analyse des données (LG, KH, BM)

Interprétation des résultats (LG, SD, SAH, JB)

Rédaction du manuscrit (LG)

Commentaires et correction du manuscrit (LG *et al.*)

Financement (LG, SD, HGG, JB)

*Lieux géographiques* : Québec, Norvège, France, Nunavut, Svalbard

## 2.1 Résumé

La variabilité atmosphérique aux latitudes moyennes est principalement due aux cyclones extra-tropicaux (C.E.Ts) qui jouent un rôle primordial dans la détermination de la météo locale et de sa variation, induisant des vents forts, des précipitations et des changements de température. Les C.E.Ts couvrent une large gamme d'intensités, de faible à extrême, et leurs trajectoires, leur fréquence et leur intensité peuvent changer avec le réchauffement climatique. Cependant, la façon dont les C.E.Ts et les cyclones en général affectent actuellement la faune marine est peu étudiée et reste largement inexplorée. De plus, l'hétérogénéité potentielle au sein ou entre les populations qui ont des tactiques migratoires hivernales différentes et qui subissent des conditions environnementales hivernales différentes a très peu été étudiée.

Pour comprendre comment les C.E.Ts et leurs extrêmes affectent la variabilité interannuelle de la survie adulte au sein et entre les populations, nous avons utilisé des données de capture-marquage-recapture (CMR) recueillies dans deux populations arctiques (nord du Canada et Svalbard) et une subarctique (au nord de la Norvège) d'eiders à duvet, *Somateria mollissima*, sur des périodes de 19, 16 et 30 ans respectivement.

Nous avons trouvé des corrélations significatives et négatives entre l'activité cyclonique extra-tropicale et la survie des eiders, mais des mécanismes différents entre les populations étudiées sont probablement impliqués. Le nombre de C.E.Ts, extrêmes ou non, était directement lié à la survie d'une partie de la population canadienne, alors que l'amplitude et la durée des C.E.Ts extrêmes ont eu une incidence décalée dans le temps sur la survie des eiders adultes dans les populations du Svalbard et de la Norvège. Nous suggérons que des « abris climatiques » trouvés sur les aires d'hivernage, tels que les fjords, pourraient fournir une protection naturelle et expliquer en partie l'hétérogénéité inter-populationnelle. Ces effets des C.E.Ts sur la survie des eiders pourraient expliquer une partie des effets de l'O.A.N

hivernale rapportés dans une étude précédente. Nous suggérons que les C.E.Ts représentent un mécanisme probable derrière la relation fréquemment mise en évidence entre l'O.A.N et la survie des oiseaux de mer dans l'Atlantique Nord.

*Mots-clés* : Evènements climatiques et météorologiques extrêmes; modèles multi-événements; états cachés; modèles de mélange; O.A.N; Arctique; hétérogénéité inter and intra-populationnelle; tactiques migratoires; *Somateria mollissima*

## 2.2 Abstract

Mid-latitude atmospheric variability is mainly driven by extra-tropical cyclones (ETCs) that have a primary role in determining local weather and its variation. ETCs have a broad range of intensities, from benign to extreme, and their paths, frequency and intensity may change with global warming. However, how ETCs, and cyclones in general, currently affect marine wildlife is poorly studied and remains substantially unexplored. To understand how ETCs and their extreme affect the inter-annual variability of adult survival within and between populations, we used capture-mark-recapture datasets collected in two arctic (northern Canada and Svalbard) and one subarctic (northern Norway) populations of common eider, *Somateria mollissima*, over periods of 19, 16 and 30 years, respectively. We found significant and negative correlations between ETC activity and eider survival but different mechanisms are apparently involved in the studied populations. The number of ETCs, extreme or not, was directly linked to survival in the Canadian population, whereas amplitude and duration of extreme ETCs (with time lags) impacted adult survival in the Svalbard and northern Norway eider populations. We suggest that climatic shelters found on the wintering grounds, such as fjords, could provide natural protection and partly explain inter-population heterogeneity in the response to ETCs. We suggest that ETCs represent a likely mechanism behind the frequently reported relationship between NAO and seabird survival in the North Atlantic.

*Key-words* : Extreme weather and climatic event; cyclones; multi-event models; hidden states; mixture models; NAO; Arctic; inter and intra-population heterogeneity; migratory tactics; *Somateria mollissima*

### 2.3 Introduction

Understanding how individuals and populations respond to fluctuations in climatic conditions is critical in order to explain and anticipate changes in ecological systems. This requires identifying relevant climatic parameters that affect demographic rates (e.g. survival, recruitment or breeding success; (Jenouvrier 2013), both directly and indirectly (Grosbois & Thompson 2005; Harris *et al.* 2005). In some regions, extreme climatic events such as heat waves, droughts, intense precipitation and cyclones are predicted to increase in frequency in most future climate scenarios and have been identified as one of the largest threats to wildlife (Easterling, Ellner & Dixon 2000). Adverse weather conditions caused by these events have already been identified as having a direct impact on plants (e.g. (Reyer *et al.* 2013) and animals (e.g. Jenouvrier, Péron and Weimerskirch (2015) for birds, Tyler (2010) for large mammals).

Tropical cyclones, defined as air masses that rotate around a centre of low atmospheric pressure originating in the tropics, and their associated strong winds are often reported as examples of extreme event, which can drive wildlife demography (e.g. Dunham, Erhart and Wright (2011) on a lemur species or Pike and Stiner (2007) on sea turtle species). In birds, most studies dealing with the effect of such tropical events are based on a single population and single extreme events (Chambers *et al.* 2011; Raynor *et al.* 2013), with mass-mortality related to single extreme events occurring much greater during migration periods (Newton 2007). However, studies based on long-term population monitoring and fluctuations of extreme events over time are crucial to properly quantify the effect of such events on bird demography (Van de Pol *et al.* 2017). There are very few examples of such studies in the literature in the context of extreme events (Jenouvrier *et al.* 2009b; Boano, Brichetti & Foschi 2010; Genovart *et al.* 2013; Descamps *et al.* 2015b). Moreover, none of them considered potential heterogeneity among populations that may influence species persistence. Indeed, populations within a given species or individuals within a population may have different responses to these types of events.

In addition, the vulnerability of wildlife to cyclones occurring outside the tropics (extra-tropical cyclones, ETCs; (Wang *et al.* 2013) has never been investigated although they are a dominant feature of mid-latitude atmospheric variability and has a primary role in determining local weather (Hoskins & Hodges 2002; Ulbrich, Leckebusch & Pinto 2009; Wang *et al.* 2013). ETCs (extra-tropics defined as 20–90°N or S) are typically associated with stronger winds, precipitations, and temperatures (Hoskins & Hodges 2002; Ulbrich, Leckebusch & Pinto 2009; Wang *et al.* 2013). Hence, assessing the potential effects of ETCs and their extremes (i.e., cyclones associated to extremely high wind speed) on bird species breeding, wintering or migrating outside the tropics is important to understand ecological responses to changes in climatic conditions.

In this study, we investigated the influence of winter ETCs, extreme or not, on adult survival of a long-lived seaduck, the common eider (*Somateria mollissima*). Although wintering eiders are physiologically adapted to cold environments, metabolic heat production substantially increased when the birds are exposed to temperatures below the thermo-neutral zone, which is ~0°C and ~16°C in air and water, respectively (Jenssen, Ekker & Bech 1989). Hence, eiders have high-energy consumption in cold winter conditions and, on top of that, ETC activity could increase energetic expenses (i.e. increase their metabolism to maintain their body temperature), which may be detrimental. Moreover, ETCs could directly affect birds by increasing their foraging costs (Heath, Gilchrist & Ydenberg 2006; Heath & Gilchrist 2010) and lowering their energetic gain, which could even lead to their death. They may also negatively affect birds indirectly via an effect on their food resources (e.g. destroying bivalves' beds at shallow depths, (Brenko & Calabrese 1969; Reusch & Chapman 1995; Carrington 2002a; Carrington *et al.* 2009) or reducing primary productivity, (Fujii & Yamanaka 2008) and on oceanographic conditions (Visbeck *et al.* 2003; Sarafanov 2009), with cascading effects on eider food availability and/or food quality (Menge, Chan & Lubchenco 2008; Descamps *et al.* 2010). We thus expected that the frequency and

intensity of winter ETCs should be the main specific driver explaining the reported relationships between the North Atlantic Oscillation (hereafter, NAO; Hurrell *et al.* 2003) and survival of three eider populations wintering in the North Atlantic (Guéry *et al.* 2017). Indeed, the winter NAO is significantly correlated with mean intensity, track density and mean speed of ETCs (Sorteberg *et al.* 2005) and particularly so in winter (Hurrell *et al.* 2003) and changes in winter NAO are expected to reflect changes in ETC frequency and/or intensity on eider wintering grounds.

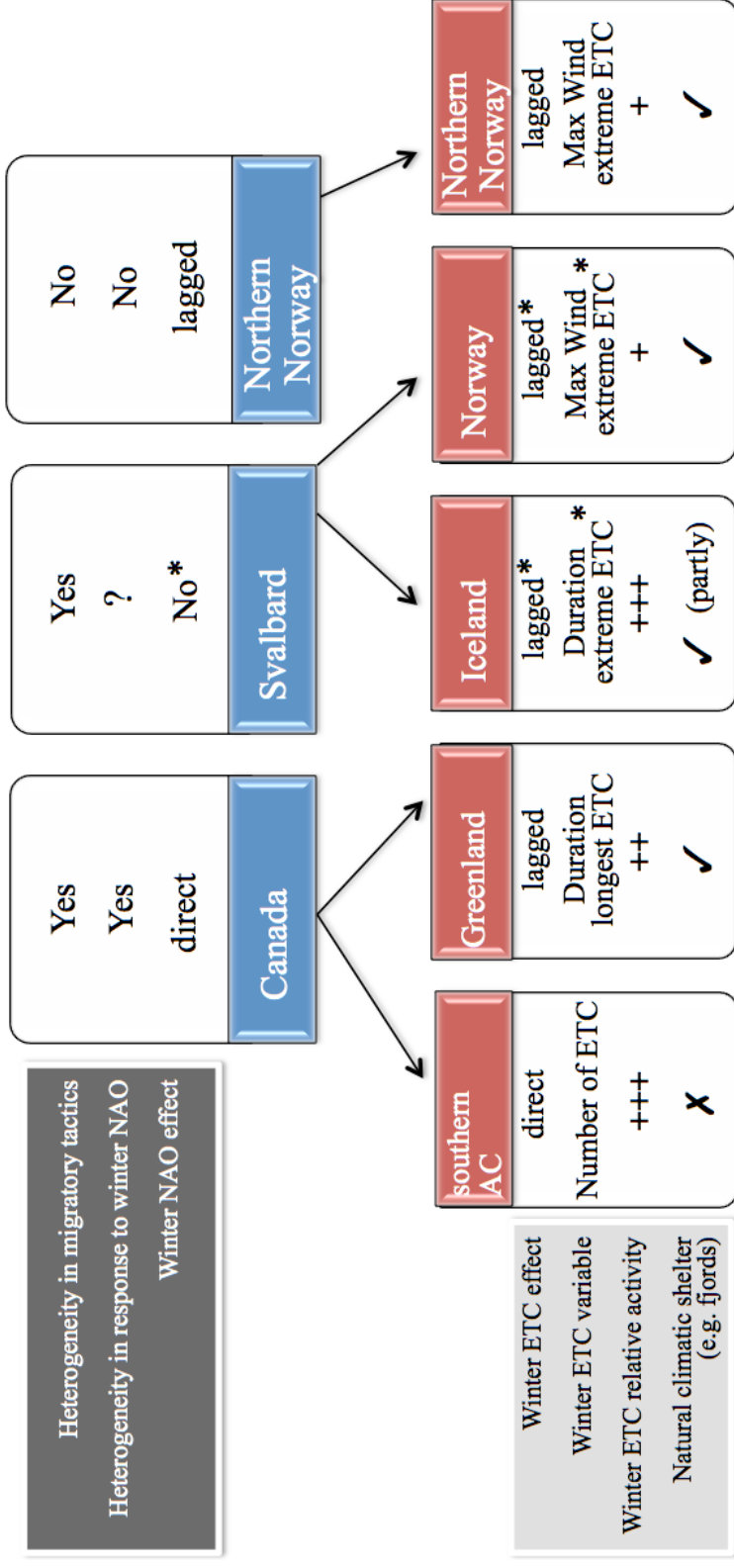
**Tableau 2.1** Descriptive statistics of winter ETCs activity variables (mean  $\pm$  SE (min-max)) for each wintering area from December to March. “95th” is the 95th percentile threshold of local wind speed distribution (m.s<sup>-1</sup>).

	Greenland	Atlantic Canada	Iceland	Norway	Northern Norway
Nb_ETC	45.55 $\pm$ 2.01 (29-62)	69.33 $\pm$ 1.40 (56-79)	53.27 $\pm$ 3.11 (29-72)	32.87 $\pm$ 1.74 (25-50)	33.79 $\pm$ 1.49 (20-54)
MeanWind (m.s <sup>-1</sup> )	11.64 $\pm$ 0.22 (9.97-13.68)	12.77 $\pm$ 0.13 (11.74-14.22)	14.14 $\pm$ 0.14 (13.18-15.16)	9.35 $\pm$ 0.19 (8.09-10.20)	9.63 $\pm$ 0.20 (8.09-12.92)
Nb_ExtrETC	1.78 $\pm$ 0.37 (0-6)	1.78 $\pm$ 0.37 (0-6)	2.27 $\pm$ 0.34 (1-5)	1.33 $\pm$ 0.27 (0-3)	1.79 $\pm$ 0.35 (0-9)
Day_ExtrETC (day.winter <sup>-1</sup> )	0.44 $\pm$ 0.08 (0-1.12)	0.74 $\pm$ 0.13 (0-2.63)	0.5 $\pm$ 0.09 (0.12-1.37)	0.25 $\pm$ 0.06 (0-0.62)	0.44 $\pm$ 0.12 (0-3.25)
Day_LongETC (day.winter <sup>-1</sup> )	3.67 $\pm$ 0.20 (2.75-5.87)	3.67 $\pm$ 0.17 (2.5-4.62)	4.05 $\pm$ 0.25 (3-6.5)	1.77 $\pm$ 0.20 (0.37-3.25)	2.20 $\pm$ 0.32 (0.12-7.25)
MaxWind (m.s <sup>-1</sup> )	24.87 $\pm$ 0.37 (21.74-27.61)	25.74 $\pm$ 0.52 (22.27-29.15)	28.68 $\pm$ 0.58 (25.54-32.67)	22.77 $\pm$ 0.70 (18.82-29.26)	22.51 $\pm$ 0.52 (17.68-29.26)
95 <sup>th</sup> (m.s <sup>-1</sup> )	23.30	22.60	25.30	21.68	20.95

Moreover, the effects of ETCs may vary among and within populations, depending on the frequency and/or intensity of the ETC on their wintering grounds. Indeed, the three studied eider populations have different migrating strategies with individuals wintering under different environmental conditions in Canada and Svalbard, whereas



all individuals of the Norwegian population are sedentary. We thus predicted intra and inter-population heterogeneity in the effects of ETCs on survival, and hence defined population-specific predictions. Female eiders breeding in Canada winter in different areas with a majority in southwest Greenland while the rest winter in southern Atlantic Canada (Mosbech *et al.* 2006a; Guéry *et al.* 2017). Winter ETC activity varies between these two distinct wintering grounds (e.g. more ETCs and longer duration of extreme ETCs in southern Atlantic Canada; Tableau 2.1). In this Canadian population, we thus predicted a negative influence of winter ETC activity on survival and expected intra-population heterogeneity in the response to ETC activity, in accordance with previous results (Figure 2.1; Guéry *et al.* 2017). For eiders breeding in Svalbard, the majority winter on the northeast coast of Iceland while the others winter in mainland Norway. A lack of data prevented us from testing properly intra-population heterogeneity in the survival response to ETC activity so that ETC effect was tested on the whole population. We expected a lagged and negative effect of the winter ETC activity in northern Norway on survival, based on observed lagged relationship between NAO and eider survival (Figure 2.1; Guéry *et al.* 2017). Finally, eiders breeding in northern Norway are resident all year round and spend the winter in the fjords around their breeding grounds. We thus expected that survival of the Norwegian population would be negatively and indirectly impacted by winter ETC activity of northern Norway, also based on observed lagged relationship between NAO and eider survival (no intra-population heterogeneity in the response to winter conditions: Figure 2.1; Guéry *et al.* 2017).



**Figure 2.1** Summary diagram of winter North Atlantic Oscillation (NAO) effect (dark grey box; Guéry *et al.* 2017) and local winter extra-tropical cyclones (ETC) effect (light grey box) on female eider survival depending on their breeding population in blue and their wintering areas in red. “AC” stands for Atlantic Canada. Due to a lack of data in the Svalbard population, heterogeneity could not be tested (?). \* For the Svalbard population, relations between survival and winter variables were given for the whole population (no individual heterogeneity). “ETC relative activity” means ETC activity in one area relatively to the others.

## 2.4 Materials and methods

### 2.4.1 Study species and populations

#### 2.4.1.1 Common eider (*Somateria mollissima*)

Common eiders are sea ducks, mostly breeding in the Arctic, whose females are typically faithful to their natal colony (Wakeley & Mendall 1976; Swennen 1989). They start breeding between ages 2 and 5 years old (Hario, Mazerolle & Saurola 2009) and can live on average 15 years (Zammuto 1986). Only adult females (>2 years old as they come back to the colony to attempt breeding) were captured on their breeding grounds and included in the study, but their exact age was unknown.

#### 2.4.1.2 Canadian Arctic, East Bay Island

This study was conducted from 1996 to 2014 on East Bay Island (Mitivik Island; 0.19 km<sup>2</sup>), a small island in the North East of Southampton Island, Nunavut, Canada. An average of 545 female eiders (range from 209 in 1997 to 1035 in 2006) were annually seen from observation blinds or physically captured. Blind distribution and rolling topography of the island induced detection heterogeneity among the birds (Guéry *et al.* 2017). Female eiders from East Bay winter either in southwest Greenland (78%) or in southern Atlantic Canada (22%) along southern Labrador, Newfoundland, and south to the Gulf of Saint-Lawrence (Mosbech *et al.* 2006a); Figure 2). Wintering areas of 26 common eider females were determined (see below) using satellite transmitters implanted in 2001 and 2003 (Mosbech *et al.* 2006) and in 2012 and 2013 (Gilchrist unpubl. data, Figure 2.2). Satellite transmitters emit radio frequencies, which are picked up by Argos satellites when they pass overhead to calculate the location of the transmitter and the information is automatically relayed ready to be downloaded online. The procedures for capturing, marking and band reading at East Bay are described in detail by both Mosbech *et al.* (2006) and Descamps *et al.* (2010).

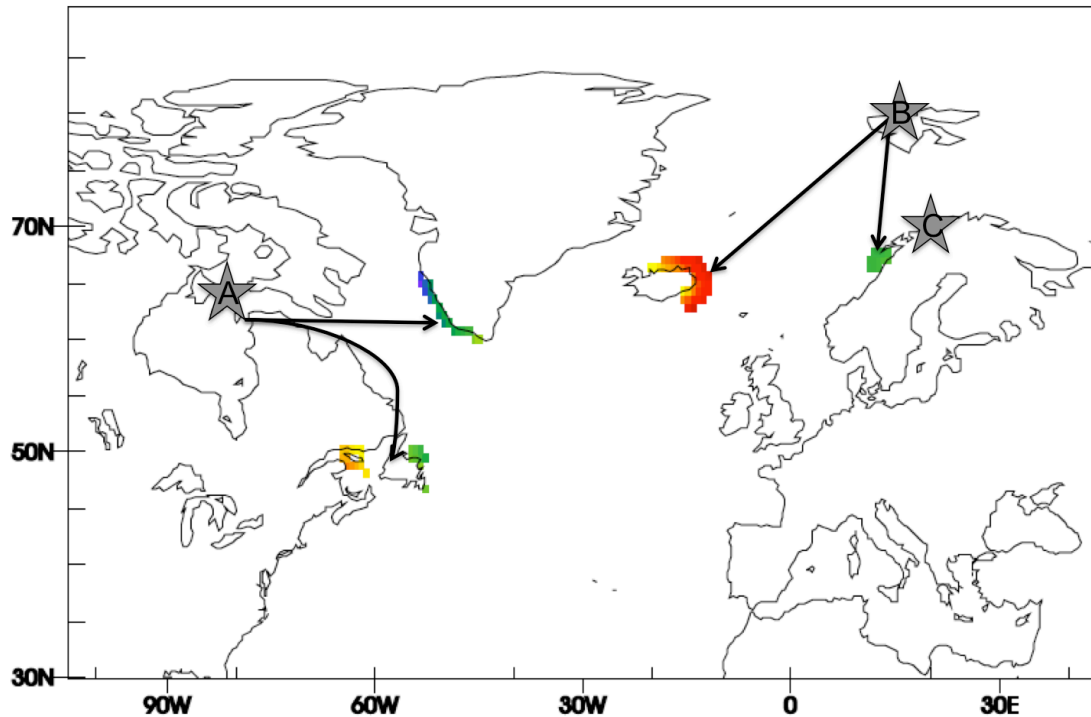
#### 2.4.1.3 Svalbard, Prins Heinrich Island

An average of 65 females (range: 8 in 2003 to 136 in 2007, 0 capture in 2000 and 2006) were physically and annually captured from 1999 to 2014, on Prins Heinrich Island (78° 55 'N, 12°00' E; Figure 2.2), west coast of Svalbard, part of an eider colony consisting of several islands with a total number of 3000 breeding females. This small island (0.06 km<sup>2</sup>) in Kongsfjorden, covered by rock and tundra, is a flat and homogeneous island. No heterogeneity in detection occurred (Guéry *et al.* 2017). About 77% of eiders from this population migrated to northeastern Iceland and 23% to northern Norway (Hanssen *et al.* 2016; Figure 2.2). Wintering locations were determined from geolocators (Global Location Sensing or GLS logging; Wilson *et al.* 1992), which record sunlight intensity used to calculate visited areas with an accuracy of ca. 200 km around each point (Wilson *et al.* 1992). Due to the lack of variation in day length with respect to latitude close to equinoxes, latitudes are unreliable for these specific periods. Geolocators were deployed on female common eiders breeding on Storholmen Island, located 5 km NE of Prins Heinrich Island. A total of 95 females were equipped in June or July over four years (2009, 2010, 2011 and 2013), while 48 females were recaptured and data were successfully retrieved from 47 geolocators. Details on capturing and geocator deployments, as well as calibration, smoothing and calculations of the geocator data are described in Hanssen *et al.* (2016).

#### 2.4.1.4 Northern Norway, Grindøya Island

This study was conducted in an eider colony (200-500 pairs) on Grindøya, an island of 0.65 km<sup>2</sup> near Tromsø, northern Norway (69°37'N, 18°51'E, Figure 2.2). During the breeding seasons of 1985-2014, nesting eider females were captured (average of 104; range: 36 in 2014 to 235 in 1995) with a noose pole during the incubation period, i.e. only physical recaptures occurred (no band reading at distance). Females from Grindøya annually breed in habitats including beach, stunted forest or bushes

that induced heterogeneity in detection probability (Guéry *et al.* 2017) and are resident. They thus spend the winter in the vicinity of their breeding location in northern Norway (Bustnes & Erikstad 1993; Anker-Nilssen *et al.* 2000), all exposed to the same winter conditions.



**Figure 2.2** Grid cells corresponding to winter (December to March) distribution (home range Kernel core, see methods) of female Common eiders breeding in Canada (A) and wintering either in west Greenland or in southern Atlantic Canada, breeding in Svalbard (B) and wintering in Iceland and northern Norway. Resident eiders breeding near Tromsø (C) wintered in the vicinity of the island.

#### 2.4.2 Wintering areas definition

Wintering areas were defined using tracking data for the two migrating populations: from satellite transmitters for the Canadian population and geolocators for the Svalbard population. All tracking data were filtered to keep only reliable locations following the procedures described in Mosbech *et al.* (2006) for the Canadian

population and in Hanssen *et al.* (2016) for the Svalbard population. Thus, winter locations from December to March were extracted for the Canadian population and from December to February for the Svalbard population. Data were excluded close to the spring equinox (March) for Svalbard eiders (see above). We then calculated kernel densities and kernel contours using the *adehabitatHR* package in R (Calenge 2006). Finally, as female eiders only reside at sea and along shorelines during winter, we subtracted land cover from the density core contours to get the final wintering areas (Figure 2.3). For eiders from northern Norway, no tracking data were available, but they stayed close to the shore in water shallower than 10m (Bustnes & LØNNE 1997) in the vicinity of their breeding island (around 50km, Bustnes and Erikstad unpublished data). As eiders spread along the shoreline, we thus define their wintering area as the smallest ellipse allowed by the data grid resolution of the data used to identify ETCs, parallel to the shoreline and centered on the breeding island, i.e. with a major axis of 200km and a minor axis of 160km. We also subtracted land cover to get the final wintering areas.

### 2.4.3 Variables considered

#### 2.4.3.1 Winter ETC variables

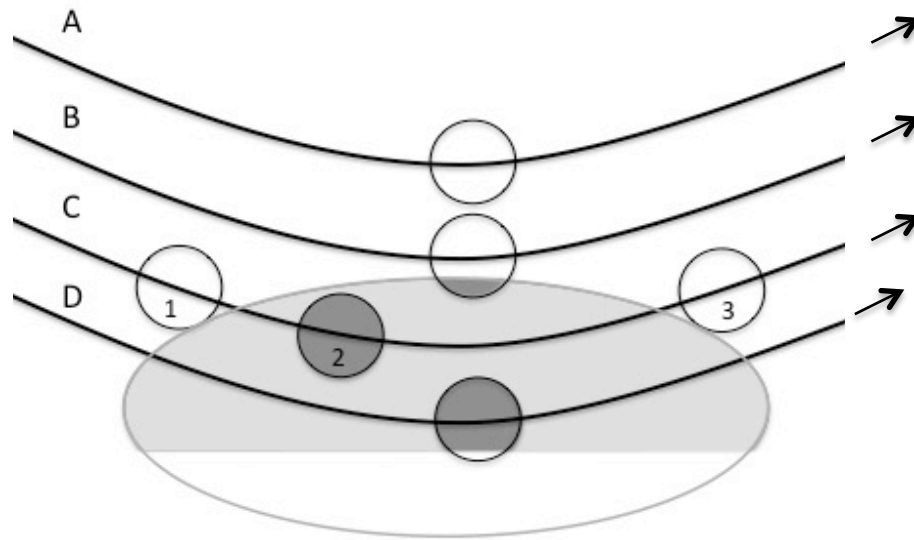
ETCs are weather systems with an anticlockwise circulation in the north hemisphere, around a centre of low atmospheric pressure. They are often classified according to scale as mesocyclones (meso-alpha, 200-1000km; and meso-beta, 20-200km) and synoptic scale cyclones (1000-2500km) though there is overlap between them. In this study, we considered all synoptic scale ETCs in the northern hemisphere (20-90°N) that cover a broad range of intensities, extreme or not. Although the largest mesocyclones are likely to be included, mesocyclones are generally excluded, as these can be uncertain in atmospheric reanalyses at current resolutions (Zappa, Shaffrey & Hodges 2014). Reanalyses combine historical observations from different sources (Dee *et al.* 2014) with a short range forecast from a global model of the

atmosphere using data assimilation to provide the best 4-D view of the atmosphere over recent historical periods (Hodges, Lee & Bengtsson 2011).

ETCs are different from tropical cyclones. Indeed, while tropical cyclones get their energy through latent heat release in homogenous, hot, and humid air masses over warm tropical waters (warm-core cyclone), winter extra-tropical cyclones get their energy primarily from the conversion of potential energy associated with the temperature gradients to kinetic energy (Catto 2016), though latent heating can also be important. Even if tropical cyclones can undergo extra-tropical transition (Jones *et al.* 2003) to become extra-tropical cyclones, no tropical cyclones reached the latitudes of the eider wintering areas during the studied period. The ETCs are much less known to biologists but are however of paramount importance as they regulate local weather and contribute to the general circulation of the atmosphere through the transport of energy and momentum polewards (Hoskins & Hodges 2002; Ulbrich, Leckebusch & Pinto 2009; Wang *et al.* 2013).

Several methods exist to track ETCs, using either minimum pressure or maximum vorticity (in the north hemisphere), which is a measure of the air spin. Readers are referred to Ulbrich *et al.* (2009) for a comprehensive review of studies using different cyclone tracking methods. In this study, we used the vorticity approach based on the 850hPa relative vorticity because it represents smaller spatial scales than the pressure and is less influenced by the large-scale background (Hodges 1994; Hoskins & Hodges 2002; Roberts *et al.* 2014). Data used for the cyclone tracking are from the European Centre for Medium-Range Weather Forecasts (ECMWF) Interim reanalysis (ERA-Interim) (Dee *et al.* 2014) for the December-March period of 1979-2015. The ETCs are identified and tracked using the same approach described in Roberts *et al.* (2014) and Hoskins and Hodges (2002) using data available every three hours. To remove short lived and stationary systems, tracks were retained for further analysis only if they lasted longer than 1 day and travelled further than 1000km.

Properties from the eider wintering areas were added to the tracks by defining a sampling region of radius  $6^\circ$  geodesic radius centred on the ETC positions (adequate for capturing the wind extremes for individual ETCs, (Bengtsson, Hodges & Keenlyside 2009); Figure 2.3). Varying this radius between 5-10 degrees did not change our main conclusions. To calculate the winter ETC activity experienced by eiders, we considered all ETC regions overlapping with the population-specific wintering area defined above (Figure 2.3). The main property added to the vorticity tracks were the 10m winds above the sea surface, available from the reanalysis, as eiders generally fly just a few meters above the water. This was achieved by masking the 10m wind data to retain only data within the wintering areas.



**Figure 2.3** Schematic of winter extra-tropical cyclones (ETC) variables extraction. Black lines (A, B, C and D) are examples of ETC tracks. The light grey ellipse is an example of eider wintering area with the land part masked in white. Black circles are ETC buffer regions, i.e. a 6-degree geodesic radius cap centred on the ETCs, at different time (e.g. time “1” to “3” for the ETC track “C”). Parts in dark grey represent the ETC regions overlapping with the wintering area used to extract the winter ETC variables. For example, ETC corresponding to track B would be included in the number of ETC and if the numbers 1 to 3 referred to days, the duration of the ETC corresponding to track C is one day.



Several classifications of ETCs exist (see review of Catto (2016)) and we used the one based on wind impacts, which represents one of the major impacts of ETCs. Indeed, in our study wind speeds can vary substantially. In Greenland for example, winter wind speeds associated with ETCs was on average  $11.7 \pm 0.2 \text{ m.s}^{-1}$ , while wind speed reached  $28.5 \text{ m.s}^{-1}$  during the strongest ETC (Tableau 2.1). We defined extreme ETCs as cyclones that reached, at least once, a wind speed above the 95<sup>th</sup> percentile threshold of the local wind speed distribution (Tableau 2.1). To describe ETC activity in each wintering area during the winter (December to March), we considered six variables from mean to extreme ETC activity. The two variables for the mean ETC activity are the number of all ETCs (Nb\_ETC), where an ETC is counted if the sampling region overlaps with a wintering region, and the mean of their wind speed (MeanWind) within the overlap region. The four other variables measure the number of extreme ETCs, i.e. with wind speed above the 95<sup>th</sup> percentile threshold of the local wind speed distribution at least once in the overlap region (Nb\_ExtRETC), the number of days of extreme ETC (Day\_ExtRETC), the duration of the longest ETC (Day\_LongETC) and the maximum wind speed of the strongest ETC (MaxWind) all relative to the overlap. Descriptive statistics of each variable on wintering area are described in Tableau 2.1. Correlations between variables of storm activity and winter NAO are presented in the Supporting Information S2 for each wintering area. The winter NAO was significantly linked with at least one winter storm variable and in most cases with the number of winter storms.

#### 2.4.3.2 Winter North Atlantic Oscillation

Winter North Atlantic Oscillation (NAO) values are based on the difference in normalized sea level pressure between Lisbon, Portugal and Stykkisholmur/Reykjavik, Iceland.

Data from <https://climatedataguide.ucar.edu/climate-data/hurrell-north-atlantic-oscillation-nao-index-station-based> were used in the analysis. We defined the winter

NAO as monthly NAO values averaged from December to March (Descamps *et al.* 2010; Guéry *et al.* 2017), when all the birds were on their wintering grounds.

#### 2.4.4 Mark-recapture modelling procedure

We followed the same modelling procedure as the one presented in Guéry *et al.* (2017) including the goodness-of-fit (GOF) tests to check the fit of our datasets to the single-state Cormack-Jolly-Seber (CJS) reference model (Burnham 1987) and test for individual detection heterogeneity, the model selection based on the Akaike's information criterion (Burnham & Anderson 2002) adjusted accordingly (see below) and the analyses of deviance (ANODEV, (Grosbois *et al.* 2008) in order to test and quantify the influence of environmental covariates on eider survival in each population.

##### 2.4.4.1 Goodness-of-fit

All the GOF test components were computed using U-CARE (Choquet *et al.* 2009). GOF tests results are presented in Appendix S1 (Table S1). The directional tests for transience (3.SR) and trap-happiness (2.CT) were both statistically significant for the Canadian and Norwegian populations, i.e. individual heterogeneity in detection occurred in those two populations but not in the Svalbard one. For the Canadian population, the overall corrected GOF test of the model with individual detection heterogeneity (IDH-model) still proved significant, and we thus used a  $\hat{c}$  of 2.80. For the Svalbard population, the main GOF test components were not significant (Appendix S1 Table S1). Our umbrella model was thus the CJS model. For the northern Norwegian population, the corrected 3.SR and 2.CT tests as well as the overall corrected GOF test of the IDH-model proved significant (Appendix S1 Table S1). To take this remaining lack of fit into account, we performed our model selection using a  $\hat{c}$  of 1.46.

#### 2.4.4.2 Model selection

First, we investigated the effect of winter ETCs on female eider survival with and without taking survival heterogeneity among individuals into account. We considered that variations in winter ETCs variables affected the different groups of eiders either additively i.e. the link between survival and the winter storm variable is the same in the two groups (same slope) but one group had higher rates than the other (different intercept), noted “+” in Tableau 2.2, or interaction, i.e. survival of the two groups responds differently to the winter storm variable (different slope and different intercept), noted “\*”, or in the same way, i.e. both groups have the same survival with the same response to variations in winter storm variable (same slope and same intercept, Tableau 2.2). Concerning the impact of the winter NAO on eider survival, adding year 2014 to the time series of the previous study (Guéry *et al.* 2017) with data until 2013) confirmed their results in all three populations, especially for the Svalbard population: winter NAO did not significantly explain survival fluctuations ( $p = 0.073$ ; Tableau 2.2). We thus tested the influence of ETCs activity with and without delayed effect (time lags) for this population. Then, we compared the relationships between female eider survival and winter ETCs versus those between survival and winter NAO, with or without time lags accordingly.

We used the Akaike’s information criterion (Burnham & Anderson 2002) to rank our models, adjusted for overdispersion (Quasi-Akaike’s information criterion, QAIC) for the Canadian population, adjusted for small sample size (Second-Order Akaike’s information criterion, AICc) for the Svalbard population and adjusted for both overdispersion and small sample size (QAICc) for the Norwegian population. We then performed analyses of deviance (ANODEV, (Grosbois *et al.* 2008) to test whether or not variations in the covariate were significantly associated with variation in eider survival in each population (Grosbois *et al.* 2008) and we calculated the

proportion of deviance (Dev) explained by a given covariate as:

$$R^2_{Dev} = \frac{Dev(F_{cst}) - Dev(F_{co})}{Dev(F_{cst}) - Dev(F_t)}$$

$F_{cst}$ ,  $F_t$  and  $F_{co}$  refer respectively to models with constant, time and covariate effects (results in Tableau 2.2).

We analysed 3954, 553 and 1336 individual encounter histories of female Common eiders respectively from the Canadian Arctic (East Bay), Svalbard (Prins Heinrich) and northern Norway (Grindøya). Models were implemented in program E-SURGE (Choquet, Rouan & Pradel 2009). The implementation in practice of the CMR mixture models in program E-SURGE is given in Appendix S2 of Guéry *et al.* (2017).

## 2.5 Results

**Tableau 2.2** Analysis of deviance (ANODEV) results of the effect of winter ETC activity without or with time lag of one (L1) or two (L2) years on female adult survival ( $\phi$ ) of Common eider breeding in Canada (East Bay 1996-2014), in Svalbard (Prins Heinrich 1999-2014) and in northern Norway (Grindøya 1985-2014). Variables from each wintering area (G for western Greenland, sAC for southern Atlantic Canada, I for Iceland, No for Norway and Nno for northern Norway) were tested either on each class separately (at East Bay: 1 stands for the group H1 wintering potentially in Greenland and 2 for the group H2 potentially in AC), on both in interaction (h) or without heterogeneity.

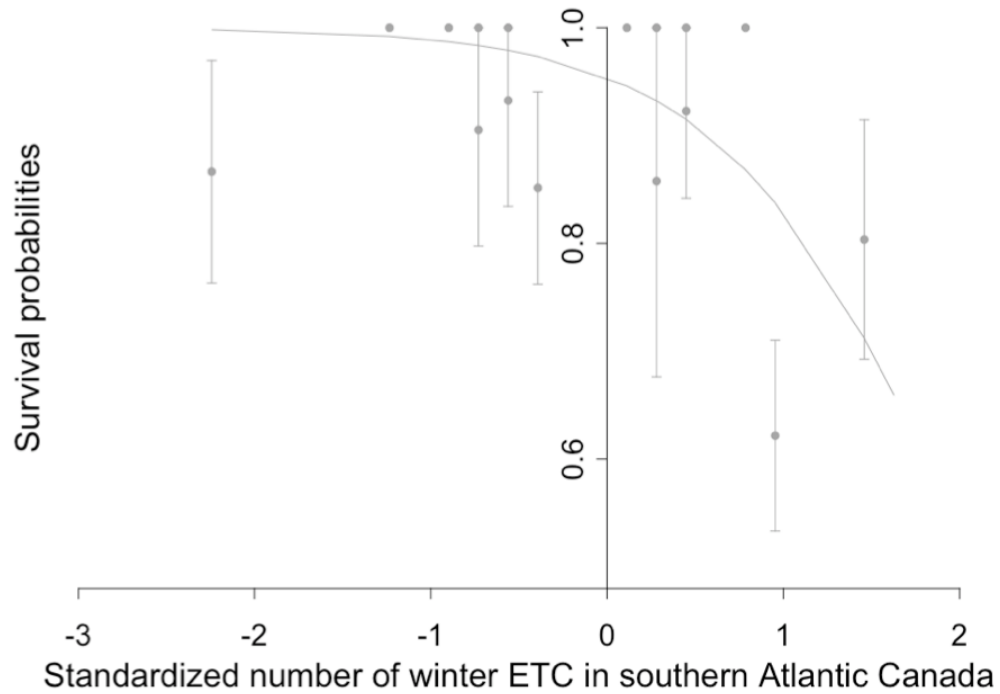
*Significant ANODEV results are in bold.  $n$  is the number of survival estimates obtained from model  $F_t$  (fixed effect model with a time effect, see formula above),  $j$  the number of parameters required to describe the relationship between survival and the focal climatic covariate,  $F_{j-1, n-j}$  the ANODEV test statistic following a Fisher-Snedecor distribution with  $j-1$  and  $n-j$  degrees of freedom,  $p$  the  $p$ -value of the ANODEV test and  $R^2_{Dev}$  the proportion of survival variation explained by the covariate (see Grosbois *et al.* 2008 for more details).*

Model	Deviance	Criterion	$\Delta$ Criterion	$F_{j-1,n-j}$	p	$R^2_{Dev}$
Canada (East Bay)		QAIC	$\Delta$ QAIC			
$\Phi(1\_time, 2\_Nb\_ETC\_sAC)$	<b>22511.14</b>	<b>8126.30</b>	<b>0.00</b>	<b>8.48</b>	<b>0.010</b>	<b>0.35</b>
$\Phi(1\_time, 2\_constant)$	22525.55	8129.45	3.15	-	-	-
$\Phi(1\_time, 2\_NAO)$	22521.81	8130.12	3.81	1.58	0.227	0.09
$\Phi(time)$	22578.08	8146.23	19.92	-	-	-
$\Phi(h*time)$	22483.95	8146.58	20.28	-	-	-
$\Phi(1\_Day\_LongETC\_L2\_G, 2\_Nb\_ETC\_sAC)$	<b>22657.95</b>	<b>8146.89</b>	<b>20.47</b>	<b>8.19</b>	<b>&lt;0.0001</b>	<b>0.43</b>
$\Phi(1\_Day\_LongETC\_L2\_G, 2\_constant)$	<b>22688.83</b>	<b>8155.92</b>	<b>29.51</b>	<b>10.07</b>	<b>0.006</b>	<b>0.39</b>
$\Phi(1\_Day\_ExtrETC\_L2\_G, 2\_constant)$	<b>22696.39</b>	<b>8158.52</b>	<b>32.21</b>	<b>8.92</b>	<b>0.009</b>	<b>0.36</b>
$\Phi(1\_Nb\_ExtrETC\_L2\_G, 2\_constant)$	<b>22700.09</b>	<b>8159.84</b>	<b>33.54</b>	<b>8.39</b>	<b>0.011</b>	<b>0.34</b>
$\Phi(1\_Nb\_ETC\_L2\_G, 2\_constant)$	<b>22710.50</b>	<b>8163.56</b>	<b>37.26</b>	<b>7.02</b>	<b>0.018</b>	<b>0.31</b>
Svalbard (Prins Heinrich)		AICc	$\Delta$ AICc			
$\Phi(MaxWind\_L2\_No)$	<b>1952.24</b>	<b>1986.99</b>	<b>0.00</b>	<b>5.48</b>	<b>0.036</b>	<b>0.30</b>
$\Phi(Day\_ExtrETC\_L2\_I)$	<b>1952.69</b>	<b>1987.44</b>	<b>0.45</b>	<b>5.08</b>	<b>0.042</b>	<b>0.28</b>
$\Phi(time)$	1932.26	1988.14	1.14	-	-	-
$\Phi(Nb\_ETC\_No)$	1954.02	1988.77	1.78	3.97	0.068	0.23
$\Phi(Nb\_ETC\_L1\_No)$	1954.15	1988.90	1.91	3.87	0.071	0.23
$\Phi(NAO)$	1954.24	1988.99	2.00	3.80	0.073	0.23
$\Phi(MeanWind\_L1\_I)$	1955.53	1990.28	3.29	2.87	0.114	0.18
$\Phi(MeanWind\_No)$	1956.30	1991.05	4.06	2.36	0.148	0.15
$\Phi(Nb\_ExtrETC\_L1\_No)$	1957.20	1991.95	4.95	1.81	0.202	0.12
$\Phi(constant)$	1960.67	1993.28	6.28	-	-	-
Northern Norway (Grindøya)		QAICc	$\Delta$ QAICc			
$\Phi(NAO\_L2+MaxWind\_L1\_Nno)$	<b>8471.13</b>	<b>5882.87</b>	<b>0.00</b>	<b>14.86</b>	<b>&lt;0.0001</b>	<b>0.53</b>
$\Phi(NAO\_L2+MaxWind\_L2\_Nno)$	<b>8473.73</b>	<b>5884.65</b>	<b>1.78</b>	<b>13.68</b>	<b>&lt;0.0001</b>	<b>0.51</b>
$\Phi(time)$	8412.23	5896.07	13.20	-	-	-
$\Phi(NAO\_L2)$	<b>8498.12</b>	<b>5899.34</b>	<b>16.48</b>	<b>12.68</b>	<b>0.001</b>	<b>0.32</b>
$\Phi(MaxWind\_L1\_Nno)$	<b>8510.29</b>	<b>5907.70</b>	<b>24.83</b>	<b>7.76</b>	<b>0.010</b>	<b>0.22</b>
$\Phi(h*MaxWind\_L1\_Nno)$	<b>8509.98</b>	<b>5911.57</b>	<b>28.71</b>	<b>4.17</b>	<b>0.010</b>	<b>0.19</b>
$\Phi(MaxWind\_L2\_Nno)$	<b>8517.54</b>	<b>5912.67</b>	<b>29.81</b>	<b>5.36</b>	<b>0.028</b>	<b>0.17</b>
$\Phi(h*MaxWind\_L2\_Nno)$	<b>8515.84</b>	<b>5915.60</b>	<b>32.73</b>	<b>3.14</b>	<b>0.033</b>	<b>0.15</b>
$\Phi(NAO\_L1)$	8525.57	5918.18	35.32	3.07	0.091	0.10
$\Phi(MaxWind\_Nno)$	8528.04	5919.88	37.02	2.43	0.131	0.08
$\Phi(constant)$	8538.47	5924.99	42.13	-	-	-

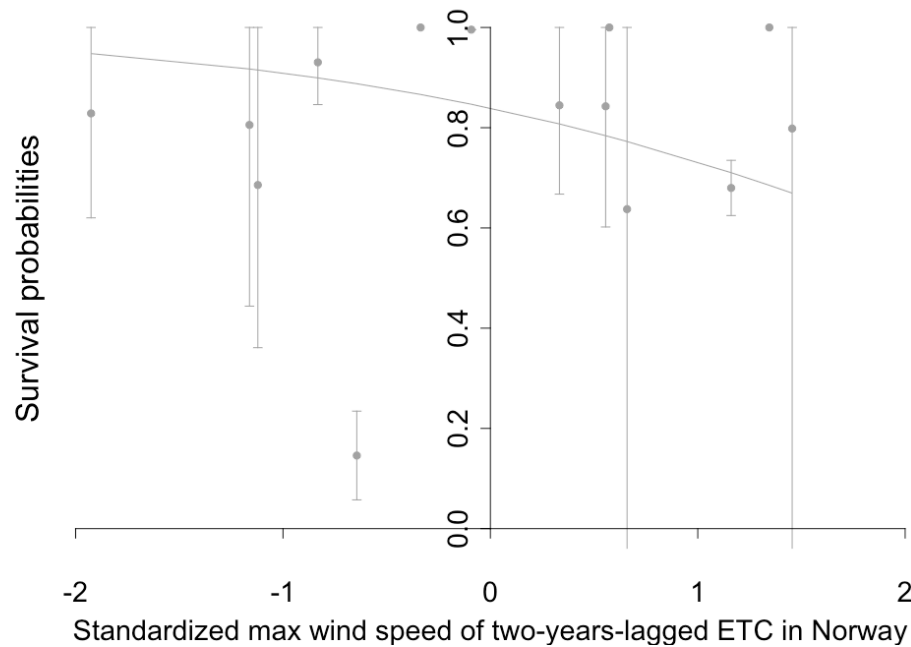
### 2.5.1 Relationships between winter storms and eider survival

In the Canadian Arctic population (East Bay), the ETC variables that were significantly linked to adult eider survival and describe the best this relation were: the number of winter ETCs in southern Atlantic Canada with no time lag (model  $\phi(1_{t, 2\_Nb\_ETC\_SAC})$ ; Tableau 2.2; Figure 2.4) and the duration of the longest ETCs in southwest Greenland with a lag of two years ( $\phi(1_{Day\_LongETC\_L2\_G, 2\_constant})$ ; Tableau 2.2). As predicted, the most parsimonious model detected a significant individual heterogeneity in the survival response to winter ETCs activity in this population. In this model, the number of winter ETCs in southern Atlantic Canada negatively explained survival variation of the group which represented 24% of individual capture histories (group H2; slope on logit scale =  $-1.46 \pm 0.38$  SE) while survival of the largest one (group H1, 76% of capture-histories) fluctuated over years (model  $\phi(1_{t, 2\_Nb\_ETC\_SAC})$ ;  $R^2_{Dev} = 0.35$ ; Tableau 2.2; Figure 2.4). Although statistically less supported ( $\Delta QAIC = 29.51$ ; Tableau 2.2), the duration of the longest ETCs in southwest Greenland with a lag of two years was also significantly and negatively correlated to survival of the group H1 (model  $\phi(1_{Day\_LongETC\_L2\_G, 2\_constant})$ ; slope on logit scale =  $-0.41 \pm 0.08$  SE;  $R^2_{Dev} = 0.39$ ; Tableau 2.2).

Survival of eiders breeding in Svalbard and northern Norway was associated with lagged winter ETC activity (Tableau 2.2). Survival of eiders breeding in Svalbard, for which intra-population heterogeneity could not be tested, was negatively associated with the maximum wind speed of the strongest ETC recorded on the Norwegian wintering ground with a lag of two years (model  $\phi(MaxWind\_ExtremeETC\_L2\_No)$ ;  $R^2_{Dev} = 0.30$ ; slope on logit scale =  $-0.65 \pm 0.26$  SE; Tableau 2.2; Figure 2.5) and the duration of extreme ETCs in Greenland with the same time lag (model  $\phi(Day\_ExtrETC\_L2\_I)$ ;  $R^2_{Dev} = 0.28$ ; slope on logit scale =  $-0.47 \pm 0.24$  SE; Tableau 2.2).



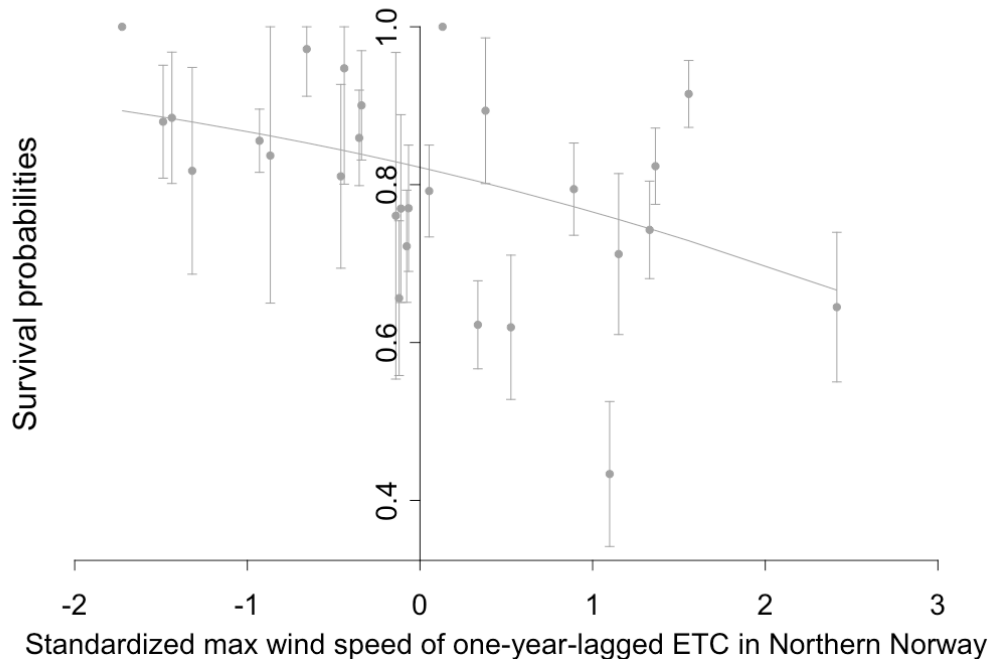
**Figure 2.4** For female eiders breeding in the Canadian Arctic, influence of the standardized number of winter extra-tropical cyclones (ETC) without time lag in southern Atlantic Canada (x- axis) on adult survival estimates ( $\pm$ SE; y-axis) from the group H2 of the time dependent model with heterogeneity (isolated points; model  $\phi_s$   $p_{h+time}$ ). The line represents predicted survival estimates from the number of winter storms in AC model with heterogeneity ( $\phi(1_{time}, 2_{NbStorm\_AC})$ ; Tableau 2.2).



**Figure 2.5** For female eiders breeding in Svalbard, influence of the standardized maximum (max) wind speed of winter storms with a two-years lag (L2) in Norway (No; x- axis) on adult survival estimates ( $\pm$ SE; y-axis) from the time dependent model with heterogeneity (isolated points; model  $\phi_{(time)p_t}$ ). The line represents predicted survival estimates from the model with survival constraint with the maximum wind speed of winter storms with a two-year lag in model ( $\phi_{(MaxWind\_L2\_No)}$ ; Tableau 2.2).

The main covariates that significantly and negatively explained survival of female eiders breeding (and wintering) in northern Norway, i.e. Grindøya population, were the maximum wind speed of the strongest ETC of northern Norway with lags of one and two years (e.g. model  $\phi_{(MaxWind\_ExtremeETC\_L1\_Nno)}$ ;  $R^2_{Dev} = 0.22$ ; slope on a logit scale =  $-0.34 \pm 0.06$  SE; Tableau 2.2; Figure 2.6). No significant heterogeneity was detected for this population ( $\Delta QAICc > 3$ ; Tableau 2.2).





**Figure 2.6** For female eiders breeding and wintering in Northern Norway, influence of the standardized maximum (max) wind speed of the strongest winter ETC with a one-year lag in Northern Norway (x- axis) on adult survival estimates ( $\pm$ SE; y-axis) from the time dependent model (isolated points; model  $\varphi_{(time)}p_{h+t}$ ; Tableau 2.2). The line represents predicted survival estimates from the model ( $\varphi_{(MaxWind\_L1\_Nno)}$ ; Tableau 2.2) with survival constraint by the covariate.

### 2.5.2 Comparison between winter storms and North Atlantic Oscillation

For the East Bay population, the winter NAO was highly and significantly linked to the number of winter ETCs on the southern Atlantic Canada wintering ground ( $R^2=0.90$ ;  $p<0.0001$ ; Fig S2.1; Supporting Information S2), whereas it was not linked to winter storm activity in Greenland with a lag of 2 years (Fig S2.3; Supporting Information S2). Moreover, the number of storms in southern Atlantic Canada performed as well as the winter NAO to explain eider survival at a population level ( $\varphi(h*NAO)$  vs  $\varphi(h*Nb\_AllETC\_AC)$ ;  $\Delta QAIC = 1.35$ ;  $R^2_{Dev}=0.27$  and  $0.26$  respectively). However, when we tested the effect of the number of winter storms in southern Atlantic Canada and the winter NAO on each group separately, the number of winter

storms performed better ( $\Delta\text{QAIC} = 3.81$ ) and better explained ( $R^2_{Dev} = 0.35$ ) survival variation of the smallest group than the direct winter NAO (models  $\phi(1_{-t}, 2_{Nb\_ETC\_AC})$  versus  $\phi(1_{-t}, 2_{NAO})$ ; Tableau 2.2).

For the Svalbard population, the lagged winter NAO was significantly associated with the number of all ETCs in Iceland (e.g. with winter NAO with one-year lag:  $R^2=0.74$ ;  $p=0.001$ ; Fig S2.4; Supporting Information S2) but not significantly in northern Norway (e.g. with winter NAO with one-year lag:  $R^2=0.48$ ;  $p=0.073$ ; Fig S2.6; Supporting Information S2). However, the ETC related covariates performed better than the NAO to explain variation in survival of Svalbard eiders. Indeed, no significant influence of winter NAO on survival was detected, whereas the maximum wind speed of storms in Norwegian wintering grounds (with a 2 years-lag) performed and explained eider survival better than winter NAO regardless of time lag (e.g.  $\Delta\text{QAIC} = 2.00$  between models  $\phi(\text{MaxWind\_L2\_No})$  and  $\phi(\text{NAO})$ ; Tableau 2.2).

For the Norwegian population, the winter NAO was significantly associated with the number of extreme winter ETCs (e.g. with winter NAO with one-year time lag:  $R^2 = 0.37$ ;  $p = 0.049$ ; Fig S2.8; Supporting Information S2). Survival of eiders breeding and wintering in northern Norway was better explained by the winter NAO with a lag of two years alone (model  $\phi(\text{NAO\_L2})$ ,  $R^2_{Dev} = 0.32$ ; Tableau 2.2) than by any winter ETC-related covariate. The winter NAO with lags was not significantly associated to wind speed of the strongest ETC with lags (Fig S2.8; Fig S2.9; Supporting Information S2) and including both variables into the same model improved its performance. Indeed, models including effects of both winter NAO and winter storm activity performed better (Tableau 2.2) and explained a larger proportion of variation in survival (Tableau 2.2) than a model with winter NAO only. In particular, the winter NAO with a lag of two years combined with the maximum wind speed of storms with a lag of one year explained 53% of eider survival variation (model  $\phi(\text{NAO\_L2+MaxWind\_ExtremeETC\_L1\_No})$ ; Tableau 2.2).

## 2.6 Discussion

Marine environment in non-tropical regions is highly influenced by ETCs (Hoskins & Hodges 2002; Ulbrich, Leckebusch & Pinto 2009; Wang *et al.* 2013). Although several marine species winter in these regions, no study has quantitatively investigated the effect of cyclones occurring outside the tropics on wildlife species. By coupling long-term capture-mark-recapture data with individual tracking information to identify wintering areas, we provide the first quantitative study of the impact of winter extra-tropical cyclones (ETCs) and their extreme on annual adult survival of a wildlife seabird. The underlying mechanisms implied in the winter ETCs effect seem to differ between and within these populations according to their wintering grounds. Indeed, we detected, as predicted, inter- and intra-population heterogeneity in the response to winter storm activity that could be driven by variation in birds' wintering areas.

### 2.6.1 Effect of winter NAO and ETC

The potential mechanisms involved in the relationships between eider survival, winter NAO and local ETC activity were found to differ between populations. Indeed, winter ETCs appeared to be one of the main drivers explaining the observed NAO effects on eider survival (Guéry *et al.* 2017) but only in the Canadian population. In the Norwegian population, we found evidence that NAO and ETC can have independent and additive influences. For eiders breeding in the Canadian Arctic, the previously detected direct effect of the winter NAO might be due, at least in part, to its relation with the number of ETCs in the southern Atlantic Canada. Conversely, lagged winter NAO and lagged wind speed of the strongest ETC in northern Norway seemed to have independent and additive influences on survival of eiders breeding and wintering in northern Norway, explaining together ca. 53% of the adult female eider survival. The link between these two variables with oceanographic conditions in the North East Atlantic could explain this cumulative effect. Indeed, a low winter

NAO with a lag of up to 3 years leads to an increase in sea temperature and salinity in the sub-polar North Atlantic (Sarafanov 2009). This increase in sea temperature and salinity has in turn a negative impact on Blue mussel larvae and adult survival (Brenko & Calabrese 1969; Braby & Somero 2006; Menge, Chan & Lubchenco 2008), which was added to the negative effect of ETC activity on them, described below. Further investigations would be needed to better understand these effects on eider annual survival.

#### 2.6.2 Climatic fluctuations affect survival of a long-lived species

The winter ETCs activity seems to influence negatively female eider survival in all three populations examined and explained between ca. 22% and 43% of inter-annual survival variation. These effects are similar to the effects of tropical hurricanes recorded on Mediterranean Cory's shearwaters migrating to the Central Atlantic and Southern Atlantic (Boano, Brichetti & Foschi 2010). Eiders are long lived and their population growth rate is very sensitive to changes in adult survival (Sæther *et al.* 2000). Detecting a negative influence of local (here winter ETC activity) and/or global (e.g. winter NAO) climatic variables on survival is thus important to better understand the future viability of their populations. Adult survival is expected to be buffered against environmental variability (Gaillard & Yoccoz 2003), but several previous studies also showed that climatic variation, extreme or not, could reduce adult survival of long-lived species (e.g. (Sandvik *et al.* 2005).

#### 2.6.3 Effect of extreme events on survival

While many studies focus on a single extreme climatic event, or one characteristic of several extreme climatic events (usually frequency), here we studied several characteristics of extreme climatic events over a long-term study: frequency (Nb\_ExtRETC), duration (Day\_ExtRETC and Day\_LongRETC) and amplitude (MaxWind). Interestingly, common eider survival was affected by the amplitude and duration of extreme climatic events but not their frequency; Canadian eiders survival

was not impacted by the number of extreme ETC in southern Atlantic Canada but all ETCs, although particularly numerous. In this study, effect of the amplitude of extreme climatic events was detected in region of relatively low ETC activity, while in area of intense ETC activity it was the duration that was detected. This pattern probably stood out because the effect of extreme climatic events occurred through the food web in our study system and only long lasting or large extreme climatic events may significantly affect the benthic ecosystems. This result is noteworthy as population models focusing on the impact of extreme climatic events usually focus on their frequency (e.g. (Jenouvrier, Péron & Weimerskirch 2015) rather than their duration or amplitude (but see Pardo *et al.* in press).

#### 2.6.4 Direct impact of winter ETCs versus indirect impact of their extremes on survival

On one hand, winter ETC activity can directly increase seabird mortality. They can disturb their feeding behaviour, which is sensitive to the occurrence of stormy weather (e.g. (Finney, Wanless & Harris 1999). Indeed, eiders are mostly visual feeders (Frimer 1994), so that foraging can be affected by water turbidity associated with strong winds or sea-surface conditions that reduce visual acuity (Eriksson 1985; Henkel 2006). ETC activity can thus increase their costs of foraging (Heath & Gilchrist 2010) and lower their energetic gains (Dehnhard *et al.* 2013), potentially cause starvation because birds are unable to forage efficiently (Chambers *et al.* 2011), but also increase their costs of movement as no eider is able to swim against current speeds of more  $1.3 \text{ m.s}^{-1}$  (Hawkins *et al.* 2000).

On the top of that, winter ETCs could decrease food availability. Common eiders diet of benthic preys can include bivalves, gastropods, crustaceans and echinoderms, but preferably blue mussels (Guillemette, Ydenberg & Himmelman 1992) of smaller sizes (Bustnes & Erikstad 1990; Varennes *et al.* 2015) that they find near the shore, in kelp beds or rocky habitat. It can include sea urchins when light is poor, thus also

close to the shore in shallow water (<10 m; (Cottam 1939; Madsen 1954; Bustnes & LØNNE 1997). Extreme cyclones can remove large areas of intertidal and subtidal fauna and macroalgae (e.g. (Thomsen, Wernberg & Kendrick 2004), destroy bivalve beds at shallow depths (Reusch & Chapman 1995; Carrington 2002b; Carrington *et al.* 2009), directly decimate sea urchins and drive community structure (Ebeling, Laur & Rowley 1985). This could explain why survival of eiders from Canada, wintering in southern Atlantic Canada, would be directly linked to the number of all ETCs particularly numerous in this area.

On the other hand, extreme ETCs may impact eider survival mostly through indirect (lagged) effect via food chain. Extreme wind events associated with extreme ETCs are an important natural disturbance in coastal systems (Richardson & LeDrew 2006), inducing strong wave action, which lower Blue mussels growth rates (Sukhotin, Abele & Pörtner 2006). They can reduce primary productivity that also lower mussels growth rate taking 3-5 years to reach 1-2cm (eider preferred size; (Bustnes & Erikstad 1990; Varennes *et al.* 2015) if carried to the extreme (Fujii & Yamanaka 2008). Moreover, oceanic volume fluxes are positively related to Nordic seas cyclone activity (Sorteberg, Kvamstø & Byrkjedal 2005) providing transportation of Blue mussels larvae outside of the wintering areas (Berge *et al.* 2005) as larvae settled when they reached a size between 0.026 - 0.035 mm (Sprung 1984). Hence, extreme ETCs can have a cascading effect on eider survival.

#### 2.6.5 Contrasted effect of winter ETCs activity between and within eiders populations: a “climatic shelter” effect?

First, the strongest relation we detected was a direct and negative link (consistent with our predictions) between the number of all winter ETCs in southern Atlantic Canada and the survival of eiders breeding in Canada. More precisely, this variable was only associated with the survival of one group of birds (H2; 24% of individual capture histories), potentially those migrating to this southern Atlantic Canada area,

which was consistent with previous results (Guéry *et al.* 2017). Secondly, wind speed of the strongest extreme winter ETCs impacted survival of eiders breeding and wintering in northern Norway, and also, although less strongly, those breeding in Svalbard. Indirect effects of the duration of extreme ETCs activity in southwest Greenland were also detected on one group of birds from Canada (H1; 76% of individual capture histories), potentially those wintering on this southwest Greenland ground; indirect impact of the same variable in Iceland was observed on survival of eiders from Svalbard.

We propose that the detected inter- and intra-population heterogeneity, i.e. direct versus indirect impact of winter ETCs activity on survival, can be explained by variation in the natural “climatic shelters” on eider wintering grounds. For example, shelter against wind can result in microclimate effects and affect eider energetics (Høyvik Hilde *et al.* 2016), and we can imagine, at a larger spatial scale, areas providing natural shelter driving the population response to extreme environmental conditions. Such shelter-effect of fjords has already been suggested for marine wildlife in the Chilean Patagonian fjords such as Patagonian bottlenose dolphins from rough waters and westerly winds (“roaring forties”) of the South Pacific Ocean (Sanino & Van Waerebeek 2008) or marine mammals species (Acevedo, Garthe & González).

Indeed, female eiders wintering in southern Atlantic Canada, feed along the coasts of southwest Greenland and Atlantic Canada (Goudie *et al.* 2000) with potentially few climatic shelter areas. These individuals would be directly exposed to harsh weather conditions, and hence be directly impacted by winter ETCs (Figure 2.1). On the contrary, Canadian eiders wintering in southwest Greenland (group H1) have access to fjords extending deeply inland (Ravn Merkel *et al.* 2002), which may provide shelters well protected against extreme ETCs winds. Their survival was thus indirectly linked to the lagged duration of the longest ETC in this area (Figure 2.1).

On the top of that, eiders from Svalbard or northern Norway wintering along the Norwegian coast, although facing softer winter ETC activity (**Tableau 2.1**), can feed along the shores of the fjords (Bustnes and Erikstad unpublished data) that may provide good climatic shelters. They are found to be both indirectly impacted by lagged extreme wind speeds (Figure 2.1). This can be explained by the fact that about a quarter of the Svalbard population wintered in Norway (Hanssen et al. 2016) under similar winter conditions, i.e. experienced similar storms at least the largest ones, than those resident in northern Norway (**Tableau 2.1**). For the Svalbard population, we also detected a lagged effect of the number of days of extreme ETCs in Iceland on eiders survival. The weaker relationships in this population may be due to the wider repartition of eiders on this wintering ground where some can have access to Icelandic east fjords while others winter in more open habitat (Figure 2.1; Figure 2.2).

#### 2.6.6 Conclusion

Even if adult survival of long-lived species should be buffered against environmental variability (Gaillard & Yoccoz 2003), extreme climate conditions (such as extreme ETCs) significantly affect adult survival during the wintering period and can have drastic effects on population trends even with minimal reductions in survival. This is especially important in the case of extreme climatic events whose frequency, amplitude and duration are predicted to increase in most future climate scenarios (Rind, Goldberg & Ruedy 1989; Easterling, Ellner & Dixon 2000) with potential impact on population persistence. Indeed, several studies have reported changes in ETCs activity at high latitudes in the northern hemisphere (Bengtsson, Hodges & Keenlyside 2009; Ulbrich, Leckebusch & Pinto 2009). In terms of future work, it might be interesting to consider the clustering of cyclones (Mailier *et al.* 2006), i.e. where cyclones follow one another in a short period of time, and see whether wildlife species are only affected by separate intense cyclones or also by a succession of storms, even weaker.



Hence, to predict the global change effects on wild populations, differences in individual life-history strategies (e.g. migration strategies) must be taken into account as they introduce inter- and intra-population heterogeneities in the response to climatic fluctuations. In our case, an increase in winter storm severity or frequency could directly affect only a segment of the population depending on where birds winter, for example, with or without access to climatic shelter areas. Whatever the exact causes may be (e.g., wintering strategy, age...), intra-population heterogeneities will impact population trajectories and viability, and should thus be incorporated into population models (Coulson *et al.* 2001; Benton, Plaistow & Coulson 2006; Kendall *et al.* 2011) before drawing relevant conclusions.

## 2.7 Acknowledgements

We would like to thank all of the summer research assistants who worked at the three research locations over the years, Isabel Buttler and Rob Kelly for data management of the Canadian population and their valuable help at different stages of this study. The study in the Canadian Arctic (East Bay Island) was supported by Environment Canada, Nunavut Wildlife Management Board, Greenland Institute of Natural Resources, Polar Continental Shelf Project, Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies, Canadian Network of Centres of Excellence-ArcticNet, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, and the Department of Indian Affairs and Northern Canada. The study in northern Norway was supported by the Norwegian Research Council, Univ. of Tromsø, the Norwegian Institute for Nature Research, the Norwegian Directorate for Nature Management and SEAPOP program (<http://www.seapop.no>). The study at Prins Heinrich, Svalbard was supported by the Norwegian Polar Institute and program MOSJ ([www.mosj.no](http://www.mosj.no)), and the eider geolocator study was supported by FRAM - High North Research Centre for Climate and the Environment. The Canadian and Norwegian Councils on Animal Care have approved this research.





## CHAPITRE III

### POST-HOC ANALYSIS OF CAPTURE-RECAPTURE ESTIMATES IN PRACTICE

Lorelei Guéry, Laurianne Rouan, Albert Fernández-Chacón, Sébastien Descamps, Joël Bêty, H. Grant Gilchrist and Roger Pradel

Manuscrit en préparation pour *PlosOne*

*Contributions des auteurs (initiales)*

Préparation des jeux de données (LG)

Récolte des données (LG, HGG)

Analyse des données (LG, RP)

Rédaction du manuscrit (LG)

Commentaires et correction du manuscrit (LG *et al.*)

Financement (LG, LR, RP)

*Lieux géographiques* : France (C.E.F.E et C.I.R.A.D à Montpellier), Nunavut

*Conférences* : 1 internationale (résumé envoyé pour Euring 2017, Espagne)

### 3.1 Résumé

Plusieurs quantités biologiques ne peuvent pas être mesurées directement mais doivent être calculées à partir de modèles. Les estimateurs ainsi calculés sont des objets statistiques avec une variance et, lorsqu'ils sont calculés simultanément, des covariances. Il est bien connu que la matrice de variance-covariance (VC) doit être considérée dans des analyses ultérieures. Par exemple, pour comparer des survies moyennes entre deux groupes d'individus ou deux périodes de temps, la plupart des articles scientifiques utilisent la méthode « delta », une méthode pour calculer des approximations de variance de variables transformées et corrélées. Cet outil peut devenir complexe à appliquer lorsque les covariables entrent en jeu mais, en tant que partie intégrante des méthodes, il est rarement au centre de l'attention dans la littérature. En effet, la plupart des études écologiques se concentrent naturellement sur l'interprétation écologique des résultats de la méthode « delta » plutôt que sur la méthode elle-même et le manque d'une procédure détaillée pourrait contribuer à la publication d'analyses ou de résultats erronés. Cet article est donc une approche étape par étape de la méthode « delta » conçue de façon pratique pour être facile à utiliser et aider les écologues et les biologistes à 1) appliquer facilement la méthode « delta » sur des estimateurs issus de modèles qui intègrent les covariables et 2) régresser ces estimateurs sur les covariables dans des analyses a posteriori, lorsque l'intégration directe de ces covariables dans le modèle n'est pas possible. À titre illustratif, nous basons notre document sur les variables issues des modèles de capture-marque-recapture, mais notre approche méthodologique peut être appliquée à toutes les analyses utilisant des estimateurs corrélés ainsi que leurs variances et covariances.

Mots-clefs : fonction de lien, distribution multinomiale

### 3.2 Summary

Several biological quantities cannot be measured simply but rather need to be derived from models. Estimates derived from models are statistical objects with variance and, when derived simultaneously, covariance. It is well known that the variance-covariance (VC) matrix must be considered in subsequent analyses. For instance, comparison of mean survival between two groups or time periods carried out in the result or discussion sections of scientific articles commonly apply the Delta method, a method for deriving variance approximations of transformed and correlated variables. Although this method can become complex to apply when covariates get in the way it is rarely made the focal point in scientific papers. Indeed, most ecological papers focus on the ecological interpretation of the Delta method outcomes rather than on the method itself and the lack of a detailed procedure in the literature likely contribute to the publication of incorrect analyses and outputs. This paper is thus providing a clear step-by-step approach designed to help ecologists and biologists to easily 1) apply the Delta method on estimates derived from models with covariates, and 2) regress estimates on covariates a posteriori when the integration of the covariate directly in the model is not possible. For illustrative purpose, we based our paper on variables calculated in capture-mark-recapture models, but our methodological procedure can be applied to all analyses dealing with correlated estimates and their variances and covariances.

*Key-words:* Multinomial logit, link function, covariate; variance-covariance matrix;

### 3.3 Introduction

Biologists and ecologists routinely study quantities that are not directly measurable, especially in wild populations, and thus need to use models to calculate estimates of these quantities. To estimate, for example, annual survival probabilities of a given population, we capture, mark, release and recapture individuals many times with repeated sampling sessions; these collected capture histories data are then used in capture-mark-recapture (CMR) models for open animal population (Cormack 1964; Jolly 1965; Seber 1965). CMR analysis, on which we will focus here, can also be used to estimate breeding probabilities, recruitment, age or movement probabilities between colonies for examples and provide a suitable framework to assess the impact of covariates on these demographic parameters. To assess the effects of environmental covariates on parameters estimated through CMR models, ecologists usually follow a common procedure, as described in Grosbois *et al.* (2008): 1) reference models are defined (i.e. models with time variation and constant over time), 2) models relating demographic parameters to covariates (i.e. covariate model) are built and 3) finally the statistical support for the effect of these covariates is assessed comparing the temporal, covariate and constant models (i.e. ANODEV, Grosbois *et al.* 2008). Thus, it is straightforward to estimate demographic parameters when models are run directly from raw data or to test for potential covariates effect with covariates directly integrated in models to the calculus of estimates.

Analyses become problematic when covariates get in the way and hypotheses of interest cannot be tested using the available models. Biologists are thus required to run post-hoc analysis using dependent estimates that are calculated from the same model. This can happened in many cases such as: 1) comparison of mean of parameters constraint by a covariate integrated in the model, between different time periods (e.g. temporal survival constraint with food availability before and after conservation and management measures) or from different groups of individuals (e.g. mean survival of different individuals from the same population responding

differently to the covariate depending on their sex or migration strategies) and 2) assessing the effect of a covariate that was not possible to integrate directly in the CMR model due to multinomial distribution of the studied parameter. Indeed, estimated probabilities can have more than two modalities such as number of youngs or movement between populations. Due to the link function (e.g. multinomial logit; McFadden (1968)) used in up-to-date CMR models such as multi-state (Nichols & Kendall 1995) or multi-event models (Pradel 2005), there is no direct correspondence between the mathematical parameters from the model and the biological parameters (see below) preventing the integration of the covariate into the CMR model.

However, using estimates calculated from the same model highly violates the rule of independence of classical tests or models (e.g. t-test (Gossett 1908), ANOVA (Anderson and Ager (1978), correlation coefficient, linear models...) that are inefficient to deal with these dependent estimates, because the variances associated are ignored. Another approach is thus necessary.

To compare a posteriori several correlated estimates, Sauer and Hines (1989) described a general post-hoc analysis procedure that incorporates associated variance and covariance estimates. This generalized  $\chi^2$  method was, for example, implemented in the program CONTRAST (Hines & Sauer 1989). It has been widely used in ecology ranging from epidemiology, e.g. on malaria infection and survival (Samuel *et al.* 2015), to evolutionary ecology, e.g. studying differential parameters between morphs (Tate, Bishop & Amar 2016). Indeed this method allows all possible comparison of survival probabilities, e.g. impact of different period, such as periods of high versus low disease incidence, different age and sex groups, and different study areas on survivorship (Riley, Hadidian & Manski 1998). To use this procedure, Sauer & Williams (1989) assumed that variances and covariances were known. However, in CMR models, the matrix of variance-covariance (VC) could be on a link function scale (mainly the logit function, e.g. from E-SURGE (Choquet, Rouan &



Pradel 2009) or MARK programs (Cooch & White 2016)) and need at least a back-transformation or more complex manipulations (with for example the Delta method, (Dorfman 1938; Ver Hoef 2012) to be used in post-hoc analyses. In the case when it is not possible to test the effect of covariates directly integrated in CMR models, the estimates of a model without constraint have to be extracted, as well as their VC matrix, in order to run post-hoc analyses. Here again, the first step will be to calculate the VC matrix of individual transformed estimates, e.g. with the Delta method (Dorfman 1938; Ver Hoef 2012), in order to use it in appropriate post-hoc analysis that took this VC matrix into account (e.g. Generalized Least Square (GLS), Aitken 1936).

Although the Delta method theory was fully explained and its use recommended to biologists Williams, Nichols and Conroy (2002):736; Cooch and White (2016):B1-B29; MacKenzie (2006):66, 73-75), the daunting equations with partial derivatives and matrix calculation could be hardly usable for ecologists. Moreover, the details of the procedure is rarely exposed as the delta method is a way to get to the results of interest. Indeed, Fernández-Chacón *et al.* (2013) were, to our knowledge, the only studies that used and described the use of the VC matrix in post-hoc linear models to study the effect of colony size, local habitat quality or distance between populations of birds on their settlement probabilities. A previous study tried to make the Delta method more accessible to ecologists, but mostly provided examples with uncorrelated estimates and no application in CMR analyses (Powell 2007). However, particularly in CMR models, parameters such as annual survival probabilities are generally linked to each other as they are estimated from the same model, so that this dependency has to be taken into account and the VC matrix to be included in the analysis.

The aim of the present work is to provide illustrated guidelines about how to calculate the VC matrices and in which post-hoc analyses to use them, in order to address

questions on which scientists increasingly focused their attention and to serve as practical guide for other potential applications. We first explain shortly the general statistical pre-requisites on link functions and the Delta-method and refer to corresponding theoretical papers. The second part details how to calculate, with the Delta method, the VC matrix needed to take dependence between covariate-dependent estimates into account in order to compare their mean between periods or groups. Our case study is based on the comparison of inter-annual survival means between two groups of individuals differently linked to a covariate integrated in the model. The third part dealt with how to assess the effect of covariates on parameters involving multinomial distribution (e.g. multinomial logit link function), a case in which the covariate cannot be integrated into the model. Throughout the paper, we use longitudinal data on common eiders for illustrative purposes (details in Guéry *et al.* (2017) and provide step-by-step practical examples as well as turnkey R codes (Team 2015) to easily reproduce these post-hoc analyses.

### 3.4 Pre-requisites

#### 3.4.1 About transformations (link functions): logit or multinomial logit?

Demographic probabilities (e.g. survival or detection probabilities) can, by definition, vary between 0 and 1. To use them in statistical analyses, they need to be transformed with link functions, which are transformations of probability, to vary on the real number axis, so between  $-\infty$  and  $+\infty$ , which is a requirement for most basic statistics (e.g. linear model). In CMR analyses, several link functions can be used (Table 3.1), but the most commonly used is the logit function (which is the default link function in E-SURGE, (Choquet, Rouan & Pradel 2009), such as:

$$\text{logit}(\theta) = \ln\left(\frac{\theta}{1-\theta}\right) = \beta \quad (3.1)$$

where  $\theta$ s can be estimates of any parameters (e.g. survival or recapture); the  $\beta$ s represent these transformed parameters after applying the link-function and are called

hereafter mathematical parameters (as opposed to the  $\theta$ s which are called biological parameters). Then, to get back the estimates of biological parameters  $\theta$ , i.e. on the  $[0,1]$  probability scale, the back-transformation also called the inverse function (Table 3.1) is:

$$\theta = \text{inverse logit}(\beta) = \frac{e^\beta}{1+e^\beta} = \frac{1}{1+e^{-\beta}} = \text{logistic}(\beta) \quad (3.2)$$

To assess the impact of covariate on demographic parameters, CMR models are constructed to constrain estimates of these parameters to be a function of this covariate ( $x$ ). In the case of a linear relation, the logit link function, as well as the other link functions of Table 3.1, can thus be written as:

$$\text{logit}(\theta) = \ln\left(\frac{\theta}{1-\theta}\right) = \beta_i + \beta_s * x \quad (3.3)$$

where  $\beta_i$  is the intercept and  $\beta_s$  the slope of this linear relation.

Similarly, the back-transformation is:

$$\theta = \text{inverse logit}(\beta_i + \beta_s * x) = \frac{e^{(\beta_i + \beta_s * x)}}{1+e^{(\beta_i + \beta_s * x)}} = \frac{1}{1+e^{-(\beta_i + \beta_s * x)}} = \text{logistic}(\beta_i + \beta_s * x) \quad (3.4)$$

This logit link function (such as others, see Table 3.1) is well adapted to variables with binomial distributions, thus convenient in CMR analyses where parameters are mostly binary (e.g., survived or died, breeder versus non-breeder, captured or not). However, in more complex CMR models, such as multi-state (Nichols & Kendall 1995) or multi-event (Pradel 2005) models, the estimated probabilities can have more than two modalities. As an example, we could study the breeding probability as a function of the number of offspring produced or as a function of specific geographical areas. In a situation where the number of offspring varies between 1 and 5, we would have six possible states: breeders with one to five offspring and non-breeders. Since several transitions from a given state would be possible and must sum

to 1, the logit link function has to be replaced by the multinomial (or generalized) logit (McFadden 1968) link function. For example, let's consider the six previous states named respectively from Y1 to Y5 where Y1 would be the state of having one young, Y2 two, Y3 three, Y4 four, Y5 five youths and NB would be the non-breeders. By contrast with the simple logit function, there is no simple analytical correspondence between the individual mathematical parameters  $\beta$  and the individual biological parameters  $\theta$ . From the state Y1, we thus have:

$$\begin{pmatrix} \theta_{Y1 \rightarrow Y1} \\ \theta_{Y1 \rightarrow Y2} \\ \theta_{Y1 \rightarrow Y3} \\ \theta_{Y1 \rightarrow Y4} \\ \theta_{Y1 \rightarrow Y5} \end{pmatrix} \rightarrow \begin{pmatrix} \beta_{Y1,1} \\ \beta_{Y1,2} \\ \beta_{Y1,3} \\ \beta_{Y1,4} \\ \beta_{Y1,5} \end{pmatrix}$$

As a multivariate function, the exact form of the multinomial logit formula depends on which probability is computed as the complement of the others. If we take the probability of becoming non-breeder (NB) as the complement, each individual mathematical parameter  $\beta$  can be written such as:

$$\beta_{Y1,1} = \ln\left(\frac{\theta_{Y1 \rightarrow Y1}}{1 - \theta_{Y1 \rightarrow Y1} - \theta_{Y1 \rightarrow Y2} - \theta_{Y1 \rightarrow Y3} - \theta_{Y1 \rightarrow Y4} - \theta_{Y1 \rightarrow Y5}}\right);$$

$$\beta_{Y1,2} = \ln\left(\frac{\theta_{Y1 \rightarrow Y2}}{1 - \theta_{Y1 \rightarrow Y1} - \theta_{Y1 \rightarrow Y2} - \theta_{Y1 \rightarrow Y3} - \theta_{Y1 \rightarrow Y4} - \theta_{Y1 \rightarrow Y5}}\right);$$

$$\beta_{Y1,3} = \ln\left(\frac{\theta_{Y1 \rightarrow Y3}}{1 - \theta_{Y1 \rightarrow Y1} - \theta_{Y1 \rightarrow Y2} - \theta_{Y1 \rightarrow Y3} - \theta_{Y1 \rightarrow Y4} - \theta_{Y1 \rightarrow Y5}}\right);$$

$$\beta_{Y1,4} = \ln\left(\frac{\theta_{Y1 \rightarrow Y4}}{1 - \theta_{Y1 \rightarrow Y1} - \theta_{Y1 \rightarrow Y2} - \theta_{Y1 \rightarrow Y3} - \theta_{Y1 \rightarrow Y4} - \theta_{Y1 \rightarrow Y5}}\right);$$

$$\beta_{Y1,5} = \ln\left(\frac{\theta_{Y1 \rightarrow Y5}}{1 - \theta_{Y1 \rightarrow Y1} - \theta_{Y1 \rightarrow Y2} - \theta_{Y1 \rightarrow Y3} - \theta_{Y1 \rightarrow Y4} - \theta_{Y1 \rightarrow Y5}}\right);$$

where  $\theta_{Y1 \rightarrow Y2}$  is the transition from Y1 to Y2, i.e. the probability of being a breeder with one young (Y1) a year to become a breeder with two youths (Y2) the subsequent year. To get the estimate of the individual biological parameters  $\theta$  (i.e. the breeding probability here), we could invert the multinomial logit function such as:

$$\theta_{Y1 \rightarrow Y1} = \frac{e^{\beta_{Y1,1}}}{1 + e^{\beta_{Y1,1}} + e^{\beta_{Y1,2}} + e^{\beta_{Y1,3}} + e^{\beta_{Y1,4}} + e^{\beta_{Y1,5}}} ;$$

$$\theta_{Y1 \rightarrow Y2} = \frac{e^{\beta_{Y1,2}}}{1 + e^{\beta_{Y1,1}} + e^{\beta_{Y1,2}} + e^{\beta_{Y1,3}} + e^{\beta_{Y1,4}} + e^{\beta_{Y1,5}}} ;$$

$$\theta_{Y1 \rightarrow Y3} = \frac{e^{\beta_{Y1,3}}}{1 + e^{\beta_{Y1,1}} + e^{\beta_{Y1,2}} + e^{\beta_{Y1,3}} + e^{\beta_{Y1,4}} + e^{\beta_{Y1,5}}} ;$$

$$\theta_{Y1 \rightarrow Y4} = \frac{e^{\beta_{Y1,4}}}{1 + e^{\beta_{Y1,1}} + e^{\beta_{Y1,2}} + e^{\beta_{Y1,3}} + e^{\beta_{Y1,4}} + e^{\beta_{Y1,5}}} ;$$

$$\theta_{Y1 \rightarrow Y5} = \frac{e^{\beta_{Y1,5}}}{1 + e^{\beta_{Y1,1}} + e^{\beta_{Y1,2}} + e^{\beta_{Y1,3}} + e^{\beta_{Y1,4}} + e^{\beta_{Y1,5}}} ;$$

$$\theta_{\theta_{Y1 \rightarrow NB}} = 1 - \theta_{Y1 \rightarrow Y1} - \theta_{Y1 \rightarrow Y2} - \theta_{Y1 \rightarrow Y3} - \theta_{Y1 \rightarrow Y4} - \theta_{Y1 \rightarrow Y5}$$

Due to the absence of simple correspondence between the  $\theta$ s and  $\beta$ s, external covariate could not be tested being directly integrated in the model (see part III below for alternative post-hoc analyses).

### 3.4.2 Obtaining the VC matrix with the delta method

We presented above the theory on how the mathematical and biological demographic estimates are linked and calculated in the case of a logit link function. This non-independence in the estimates is expressed through the VC matrix of the individual biological parameters ( $V(\theta)$ ) and needs to be taken into account to perform adequate post-hoc analyses. However, the calculus of this VC matrix does not follow the same rules. Indeed, the scale modification when using a link function influences the estimate of the variance (Cooch & White 2016):6.27 – 6.28) and simply back-

transforming the variance with the equation above is erroneous. Instead, a convenient and straightforward method for obtaining variance estimates of one or more transformed demographic estimates is the Delta-method (Dorfman 1938; Ver Hoef 2012) that uses the one-dimensional Taylor series approximation Cooch and White (2016):B5-B6; Williams, Nichols and Conroy (2002):736-737) and approximates the VC matrix of the reconstituted individual biological parameters ( $V(\theta)$ ) by:

$$V(\theta) = D_{\theta}V(\beta)D_{\theta}^T$$

where  $V(\beta)$  is the VC matrix of mathematical parameters ( $\beta$ s),  $D_{\theta}$  is the matrix of the first derivatives of the biological parameters ( $\theta$ s) and  $D_{\theta}^T$  is the transpose of  $D_{\theta}$ . When  $\theta$  is a composite function (e.g.  $\theta = (g \circ f)(\beta) = g(f(\beta))$  with the two functions  $g$  and  $f$ ),  $D_{\theta}$  could be developed as the product of several matrices of the first derivative of each function included in this composite function (see part II and III below for examples).

When analyzing data from marked individuals, the most commonly used programs to run CMR models and estimate demographic parameters are MARK (White & Burnham 1999) and E-SURGE ((Choquet, Rouan & Pradel 2009). Both of them use link functions, including the logit transformation, and directly provided the VC matrix of the mathematical parameters ( $V(\beta)$ ) as output. However, they do not provide the VC matrix of the individual biological parameters ( $V(\theta)$ ), which is needed in post-hoc analyses in order to compare, for example, correlated annual survival of two groups of individual that respond differently to a covariate (see part II below). In addition, in more complex cases (e.g. with a multinomial logit), obtaining this  $V(\theta)$  is only the first step before being transformed again on a logit scale to get the VC matrix of the individual mathematical parameters (see below part III). The latter is not given in the software output, as there is no direct correspondence between the individual  $\theta$ s and  $\beta$ s (see above). The Delta method is thus well adapted to the calculus of VC matrices in CMR analyses but it assumes that the transformation of

the demographic parameters using the link function is approximately linear over the expected range of the parameter. Thus parameters with too many values at the boundaries (0 or 1) cannot be used with the logit transformation since this function is not linear anymore for these limits ( $\text{logit}(0) = -\infty$  and  $\text{logit}(1) = +\infty$ ).

To encourage the application of this method, we provide below examples of biological questions from the simplest to more complex models with a step-by-step procedure and turnkey R routines.

**Table 3.1** Rules for calculating derivatives of several link functions and their inverse used in CMR analyses.  $\theta$  is any biological parameter (e.g. survival rate or density estimate) and  $\beta$  a mathematical parameter. Some of these derivatives are needed in the approximation of variance using the delta method. Logit, arcsin, log-log and complementary log-log link functions constrain parameters to the interval  $[0, 1]$ , whereas identity and log link functions do not.

Link	Function	Derivative of function	Inverse function (back-transformations)	Derivative of inverse function
Logit	$\beta = \ln\left(\frac{\theta}{1-\theta}\right)$ <i>logit</i> ( $\beta$ )	$\frac{1}{(1-\theta)\theta}$	$\theta = \frac{e^\beta}{1+e^\beta} = \frac{1}{\text{inverse logit}(\beta)}$ <i>logistic</i> ( $\beta$ )	$\frac{e^{-\beta}}{(1+e^{-\beta})^2}$ $= \left(1 - \frac{1}{1+e^{-\beta}}\right) * \frac{1}{1+e^{-\beta}}$ $= (1-\theta)\theta$
Multinomial logit	$\beta_{A1} = \ln\left(\frac{\theta_{AB}}{1-\theta_{AB}-\theta_{AC}-\theta_{AD}-\theta_{AE}}\right)$	$\frac{\partial \beta_{A1}}{\partial \theta_{AC}} = \frac{\frac{\partial \beta_{A1}}{\partial \theta_{AB}} - \frac{\partial \beta_{A1}}{\partial \theta_{AD}} - \frac{\partial \beta_{A1}}{\partial \theta_{AE}}}{1}$ $= \frac{\frac{\partial \beta_{A1}}{\partial \theta_{AB}} - \frac{\partial \beta_{A1}}{\partial \theta_{AD}} - \frac{\partial \beta_{A1}}{\partial \theta_{AE}}}{1 - \theta_{AB} - \theta_{AC} - \theta_{AD} - \theta_{AE}}$	$\theta_{AB} e^{\beta_{A1}}$ $= \frac{\theta_{AB}}{1 + e^{\beta_{A1}} + e^{\beta_{A2}} + e^{\beta_{A3}} + e^{\beta_{A4}}}$	$\frac{\partial \theta_{AB}}{\partial \beta_{A1}} = (1 - \theta_{AB})\theta_{AB}$ $\frac{\partial \theta_{AB}}{\partial \beta_{A2}} = -\theta_{AB}\theta_{AC}$
Arcsin	$\beta = \arcsin(2\theta - 1)$	$\frac{2}{\sqrt{1-(2\theta-1)^2}}$	$\theta = \frac{\sin(\beta) + 1}{2}$	$\frac{\cos(\beta)}{2}$
Log: Natural Logarithm	$\beta = \ln(\theta)$	$\frac{1}{\theta}$	$\theta = e^\beta$	$e^\beta$
Log-log	$\beta = \ln(-\ln(\theta))$	$\frac{1}{\theta \ln(\theta)}$	$\theta = e^{-e^\beta}$	$-e^{\beta-e^\beta}$
Complementary log-log	$\beta = \ln(-\ln(1-\theta))$	$\frac{1}{\ln(1-\theta)(\theta-1)}$	$\theta = 1 - e^{-e^\beta}$	$e^{\beta-e^\beta}$
Identity	$\beta = \theta$	$1$	$\theta = \beta$	$1$



### 3.5 Mean comparison of demographic estimates with integrated covariates

It is common, especially in wild populations, to obtain parameters (e.g. survival or detection probability) that can be explained by covariates (e.g. climatic fluctuations). However, scientists could still be interested to compare estimates constraint by integrated covariate between groups of individuals or periods of time. To compare these mean of dependent parameters, using a general procedure taking this dependency into account, thus incorporating the variance-covariance matrix of these estimates, is needed. Some programs (e.g., CONTRAST, (Hines & Sauer 1989; Sauer & Hines 1989), <http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/contrast.html>) allow to implement such procedure with the use of the VC matrix of the individual biological parameters ( $V(\theta)$ ). However, obtaining this VC matrix is not always obvious. In this section, we present how to get and derive this matrix for a model with an integrated covariate. For an illustrative purpose, we wanted to compare survival estimates of common eiders (*Somateria mollissima*) from a Canadian colony (East Bay Migratory Bird Sanctuary, Southampton Island, Nunavut: 64°02'N, 81°47'W) between two groups of individuals wintering under different winter conditions. The study was conducted from 1996 to 2014 corresponding to 18 survival estimates (Guéry *et al.* 2017). The same method can be applied for any estimates with a binomial distribution (e.g. alive or dead; detected or not; breeding or not), in other situations (e.g. comparing periods of time) and other disciplines (e.g. culture rotations in agricultural techniques).

We thus consider models with integrated covariates, i.e. the covariate is directly integrated in the model and can be compared with time-dependent and constant models to assess its influence on the demographic parameter of interest (see (Grosbois *et al.* 2008). In the East Bay common eider population detailed above, the winter North Atlantic Oscillation (NAO) was related to annual survival fluctuations and two groups of individuals responded differently to the NAO fluctuations (Guéry *et al.* 2017). Comparing mean survival between these two groups could still be of

interest, for example to study potential differences in experienced wintering conditions. However, comparing the average survival between these two groups is not easily done within the CMR framework (i.e. in E-Surge directly) as integrating a temporal covariate into the model constraint the parameter to fluctuate over time with the covariate. The question addressed here was whether mean survival in each group of eiders significantly differed from each other. Using the CONTRAST software, we thus needed to obtain  $V(\hat{\theta})$ . Again, we used the program E-SURGE which provided the VC matrix of the mathematical parameters ( $V(\beta)$ ; Table 3.4), i.e. the VC matrix of the intercepts and slopes which defined the relation between estimates and the covariate (here, two intercepts and two slopes, one per group of individuals).

**Table 3.2** Variance-covariance matrix ( $V(\beta)$ ) of the mathematical parameters ( $\beta$ s). The variances are found along the diagonal of the matrix, while the off-diagonal elements are the covariances.

	$\beta_{i, g1} = \text{Intercept } g1$	$\beta_{i, g2} = \text{Intercept } g2$	$\beta_{s, g1} = \text{Slope } g1$	$\beta_{s, g2} = \text{Slope } g2$
$\beta_{i, g1} = \text{Intercept } g1$	$\text{var}(\beta_{i, g1})$	$\text{covar}(\beta_{i, g1}, \beta_{i, g2})$	$\text{covar}(\beta_{i, g1}, \beta_{s, g1})$	$\text{covar}(\beta_{i, g1}, \beta_{s, g2})$
$\beta_{i, g2} = \text{Intercept } g2$	$\text{covar}(\beta_{i, g2}, \beta_{i, g1})$	$\text{var}(\beta_{i, g2})$	$\text{covar}(\beta_{i, g2}, \beta_{s, g1})$	$\text{covar}(\beta_{i, g2}, \beta_{s, g2})$
$\beta_{s, g1} = \text{Slope } g1$	$\text{covar}(\beta_{s, g1}, \beta_{i, g1})$	$\text{covar}(\beta_{s, g1}, \beta_{i, g2})$	$\text{var}(\beta_{s, g1})$	$\text{covar}(\beta_{s, g1}, \beta_{s, g2})$
$\beta_{s, g2} = \text{Slope } g2$	$\text{covar}(\beta_{s, g2}, \beta_{i, g1})$	$\text{covar}(\beta_{s, g2}, \beta_{i, g2})$	$\text{covar}(\beta_{s, g2}, \beta_{s, g1})$	$\text{var}(\beta_{s, g2})$

Here is thus a first example where the mathematical parameters ( $\beta$ s) cannot be analytically calculated from the individual biological parameters ( $\theta$ s):

$\text{logit}(\theta_{g,t}) = \beta_{i,g} + \beta_{s,g} * NAO_t$  ; then for each survival:

$$\hat{\theta}_{g,t} = \frac{e^{(\beta_{i,g} + \beta_{s,g} * NAO_t)}}{1 + e^{(\beta_{i,g} + \beta_{s,g} * NAO_t)}} = \frac{1}{1 + e^{-(\beta_{i,g} + \beta_{s,g} * NAO_t)}} .$$

With the Delta method (see pre-requisite section), we have  $V(\hat{\theta}_{g,t}) = D_{\hat{\theta}_{g,t}} V(\beta) D_{\hat{\theta}_{g,t}}^T$  where  $\hat{\theta}_{g,t}$  is a composite of two functions (inverse logit and linear functions) and its first derivative matrix ( $D_{\hat{\theta}_{g,t}}$ ) can thus be developed into two matrices such as:

$$D_{\hat{\theta}_{g,t}} = \frac{\partial \hat{\theta}_{g,t}}{\partial \beta} = \frac{\partial \hat{\theta}_{g,t}}{\partial \lambda_{g,t}} * \frac{\partial \lambda_{g,t}}{\partial \beta} \text{ with } \hat{\theta}_{g,t} = \frac{1}{1 + e^{-(\lambda_{g,t})}} \text{ and } \lambda_{g,t} = \beta_{i,g} + \beta_{s,g} * NAO_t.$$

Using the derivative of the inverse logit and the linear functions (Table 3.1), we calculate respectively,  $\frac{\partial \hat{\theta}_{g,t}}{\partial \lambda_{g,t}} = (1 - \hat{\theta}_{g,t}) * \hat{\theta}_{g,t}$  (Table 3.3) and

$$\frac{\partial \lambda_{g,t}}{\partial \beta_{i,g}} = \frac{\partial (\beta_{i,g} + \beta_{s,g} * NAO_t)}{\partial \beta_{i,g}} = 1 \quad \text{or} \quad \frac{\partial \lambda_{g,t}}{\partial \beta_{s,g}} = \frac{\partial (\hat{\beta}_{i,g} + \hat{\beta}_{s,g} * NAO_t)}{\partial \hat{\beta}_{s,g}} = NAO_t \quad (\text{Table 3.4}).$$

Multiplying these matrices, the VC matrix of the biological parameters  $V(\hat{\theta}_{g,t})$  can

$$\text{then be written: } V(\hat{\theta}_{g,t}) = \frac{\partial \hat{\theta}_{g,t}}{\partial \lambda_{g,t}} * \frac{\partial \lambda_{g,t}}{\partial \beta} * V(\beta) * \hat{c} * \frac{\partial \lambda_{g,t}}{\partial \beta}^t * \frac{\partial \hat{\theta}_{g,t}}{\partial \lambda_{g,t}}^t.$$

With this VC matrix  $V(\hat{\theta}_{g,t})$ , we can now compare mean survival between the two groups using for example CONTRAST (Hines & Sauer 1989; Sauer & Hines 1989). The R script that allowed doing these calculi is detailed in Appendice D.4.

**Table 3.3** Matrix  $(\frac{\partial \hat{\theta}_{g,t}}{\partial \lambda_{g,t}})$  of the first derivatives of the biological parameters ( $\theta$ s) (in rows) with respect to  $\lambda$ s (in columns) in a model where  $\theta$  (e.g. survival) fluctuated over years from 1996 to 2014. For example,  $\theta_{1,1}$  referred to the first survival estimate (here between 1996 and 1997) of the group 1.

	$\lambda_{1,1}$	$\lambda_{1,2}$	$\lambda_{1,3}$	...	$\lambda_{2,1}$	$\lambda_{2,2}$	...	$\lambda_{2,16}$	$\lambda_{2,17}$	$\lambda_{2,18}$
$\theta_{1,1}$	$(1 - \theta_{1,1})\theta_{1,1}$	0	0	...	0	0	...	0	0	0
$\theta_{1,2}$	0	$(1 - \theta_{1,2})\theta_{1,2}$	0	...	0	0	...	0	0	0
$\theta_{1,3}$	0	0	$(1 - \theta_{1,3})\theta_{1,3}$	...	0	0	...	0	0	0
...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...
$\theta_{2,1}$	0	0	0	...	$(1 - \theta_{2,1})\theta_{2,1}$	0	...	0	0	0
$\theta_{2,2}$	0	0	0	...	0	$(1 - \theta_{2,2})\theta_{2,2}$	...	0	0	0
...	...	...	...	...	...	...	...	...	...	...
$\theta_{2,16}$	0	0	0	...	0	0	...	$(1 - \theta_{2,16})\theta_{2,16}$	0	0
$\theta_{2,17}$	0	0	0	...	0	0	...	0	$(1 - \theta_{2,17})\theta_{2,17}$	0
$\theta_{2,18}$	0	0	0	...	0	0	...	0	0	$(1 - \theta_{2,18})\theta_{2,18}$

**Table 3.4** Matrix  $(\frac{\partial \lambda_{g,t}}{\partial \beta})$  of the first derivatives of the  $\lambda$ s (in rows) with respect to the mathematical parameters ( $\beta$ s) (in columns) in an integrated covariate model where  $\theta$  (e.g. survival) is constraint with the North Atlantic Oscillation (NAO) as annual covariate from 1996 to 2014. g is the group and t the time.

	$\beta_1 = \text{Intercept g1}$	$\beta_2 = \text{Intercept g2}$	$\beta_3 = \text{Slope g1}$	$\beta_4 = \text{Slope g2}$
$\lambda_{1,1}$	1	0	NAO <sub>1</sub>	0
$\lambda_{1,2}$	1	0	NAO <sub>2</sub>	0
$\lambda_{1,3}$	1	0	NAO <sub>3</sub>	0
$\lambda_{1,4}$	1	0	NAO <sub>4</sub>	0
$\lambda_{1,5}$	1	0	NAO <sub>5</sub>	0
...	...	...	...	...
$\lambda_{1,17}$	1	0	NAO <sub>17</sub>	0
$\lambda_{1,18}$	1	0	NAO <sub>18</sub>	0
$\lambda_{2,1}$	0	1	0	NAO <sub>1</sub>
$\lambda_{2,2}$	0	1	0	NAO <sub>2</sub>
$\lambda_{2,3}$	0	1	0	NAO <sub>3</sub>
...	...	...	...	...
$\lambda_{2,15}$	0	1	0	NAO <sub>15</sub>
$\lambda_{2,16}$	0	1	0	NAO <sub>16</sub>
$\lambda_{2,17}$	0	1	0	NAO <sub>17</sub>
$\lambda_{2,18}$	0	1	0	NAO <sub>18</sub>

### 3.6 Test of a non-integrated covariate

Although integrating covariates into models is more convenient for the model selection to assess its effect, this covariates constraint on parameters cannot always be built into CMR models. Indeed, as detailed above, when the variable has a multinomial distribution, the generalized logit link function is used and even if there are as many mathematical parameters ( $\beta$ s) as biological parameters ( $\theta$ s), there are no one-one correspondences between them (see pre-requisite section above). Thus post-hoc analyses are needed.

Most of the time, for example in the case of testing a linear relation between estimates and covariates, such post-hoc analyses require parameters with a variation on the real number axis (between  $-\infty$  and  $+\infty$ ; see the pre-requisite section). However, there are three types of parameters. The mathematical parameters, the  $\beta$ s (e.g. output of program such as E-SURGE) that cannot be used because they do not correspond to any particular transition. The transitions themselves, the  $\theta$ s, which are transitions of interest but have the disadvantage of being between 0 and 1, so with which regression cannot be made directly. And finally the logit of the  $\theta$ s (simple logit this time), thereafter called  $\gamma$ s, each of which corresponds to a transition and only one and which are defined between  $-\infty$  and  $+\infty$ . To obtain those  $\gamma$ s is thus the first step of the procedure.

Then, because these estimates are not independent, traditional statistics and models such as a traditional generalized linear model (GLM; (Nelder & Baker 1972) is not appropriate. It can be solved using, for example, the generalized least square (GLS; (Aitken 1936) framework, which allows a certain degree of correlation between residuals in the regression model. In this post-hoc analysis, the individual mathematical estimates ( $\gamma$ ) and their VC matrix, thereafter called  $U(\gamma)$ , have to be used instead of the VC matrix of the biological parameters ( $V(\hat{\theta}_X)$ ).

In this section, we thus first present how to obtain the VC matrix of the individual biological parameters ( $V(\hat{\theta}_X)$ ) and then transform on the logit scale to get the VC matrix of the individual mathematical parameters ( $U(\gamma)$ ). Then, we present, as post-hoc analyses, a fictive case of testing a linear relation between estimates (e.g. probability of increasing clutch size) and covariates (e.g. energetic cost of incubation). In this example, as we study the impact of a covariate of the probability of increasing clutch size, we only conserve the transitions towards an increased clutch size.

As per the Delta method, we start from  $V(\hat{\theta}_X) = D_{\hat{\theta}_X} * V(\beta) * \hat{c} * D_{\hat{\theta}_X}^T$  with

$$V(\beta) = V \begin{pmatrix} \beta_{Y1,1} \\ \beta_{Y1,2} \\ \beta_{Y1,3} \\ \beta_{Y1,4} \end{pmatrix} \text{ and } V(\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow X}) = V \begin{pmatrix} \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2} \\ \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y3} \\ \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y4} \\ \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y5} \end{pmatrix} \text{ where } \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}, \text{ the probability of}$$

increasing clutch size by 1 from Y1 (producing 1 offspring) to Y2 (producing 2 offsprings) is written as:  $\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2} = \frac{e^{\beta_{Y1,1}}}{1 + e^{\beta_{Y1,1}} + e^{\beta_{Y1,2}} + e^{\beta_{Y1,3}} + e^{\beta_{Y1,4}}}$  and

$$\beta_{Y1,1} = \ln \left( \frac{\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}}{1 - \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2} - \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y3} - \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y4} - \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y5}} \right) \text{ (see above in the pre-requisites section).}$$

In order to calculate the VC matrix of the individual biological parameters  $V(\hat{\theta}_X)$ , we first need to calculate the matrix of the first derivatives of the biological parameters ( $\hat{\theta}$ s) with respect to the  $\beta$ s ( $D_{\hat{\theta}_X} = \frac{\partial \hat{\theta}_X}{\partial \beta_X}$ ). Depending on which  $\beta$  we derived with respect to, the first derivative of  $\hat{\theta}_X$  differed. After some algebra based on Table 3.1, we can write the partial first derivative of  $\hat{\theta}_{AB}$  with respect to each  $\beta$  such as:

$$\frac{\partial \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}}{\partial \beta_{Y1,1}} = (1 - \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}) * \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}; \frac{\partial \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}}{\partial \beta_{Y1,2}} = -\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2} * \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y3};$$

$$\frac{\partial \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}}{\partial \beta_{Y1,3}} = -\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2} * \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y4}; \frac{\partial \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}}{\partial \beta_{Y1,4}} = -\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2} * \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y5}$$

and any other  $\frac{\partial \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}}{\partial \beta_{ij}} = 0$  with  $i \neq Y1$  and  $j$  from 1 to 5. This was applied in all cases to get  $D_{\hat{\theta}_X}$  (Table 3.5) and then calculate the VC matrix of the individual biological parameters ( $V(\hat{\theta}_X)$ ).

In our example,  $U(\gamma_{Y1 \rightarrow X})$  would be  $V \begin{pmatrix} \gamma_{Y1 \rightarrow Y2} \\ \gamma_{Y1 \rightarrow Y3} \\ \gamma_{Y1 \rightarrow Y4} \\ \gamma_{Y1 \rightarrow Y5} \end{pmatrix}$ .

An additional transformation on the logit scale of the  $\hat{\theta}_X$  and their corresponding VC matrix had to be calculated to obtain respectively these  $\gamma_X$  and  $U(\gamma_X)$ . Thus,  $\gamma_X = \text{logit}(\hat{\theta}_X) = \ln\left(\frac{\hat{\theta}_X}{1-\hat{\theta}_X}\right)$  and using the VC matrix of the individual biological parameters ( $V(\hat{\theta}_X)$ ) previously calculated, the Delta method gives for example:

$$\text{cov}(\gamma_{Y1 \rightarrow Y2}, \gamma_{Y1 \rightarrow Y3}) = \text{cov}(\text{logit}(\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}), \text{logit}(\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y3})) = \frac{\text{cov}(\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}, \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y3})}{\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}(1-\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2})\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y3}(1-\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y3})} \text{ and}$$

$$\text{var}(\gamma_{Y1 \rightarrow Y2}) = \text{var}(\text{logit}(\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2})) = \frac{\text{var}(\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2})}{(\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2})^2(1-\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2})^2}.$$

After applying these formula to all cases, we get  $U(\gamma_X)$ , presented in Table 3.6. The individual mathematical estimates ( $\gamma_X$ ) and their VC matrix ( $U(\gamma_X)$ ) can now be used in the GLS in order to perform a linear regression between the breeding probability estimates and a covariate (e.g. energetic cost of incubation). This procedure is implemented in MATLAB with the function *lscov* and in R with the function *lm.gls* of the library MASS. The R script that allowed doing these calculi is detailed in Appendice D.5 et D.6.

**Table 3.5** Matrix ( $\mathbf{D}_\varphi$ ) of the first derivatives of the biological parameters ( $\varphi$ s) (in rows) with respect to the mathematical parameters ( $\beta$ s) (in columns). For example,  $\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}$  referred to the probability of increasing clutch size by 1 from Y1 (producing 1 offspring) to Y2 (producing 2 offspring).

	$\beta_{Y1,1}$	$\beta_{Y1,2}$	$\beta_{Y1,3}$	$\beta_{Y1,4}$	$\beta_{Y2,2}$	$\beta_{Y2,3}$	$\beta_{Y2,4}$	$\beta_{Y3,3}\beta_{Y3,4}$	$\beta_{Y4,4}$
$\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}$	$(1 - \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2})\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}$	$-\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y3}$	$-\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y4}$	$-\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y5}$	0	0	0	0	0
$\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y3}$	$-\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y3}\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}$	$(1 - \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y3})\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y3}$	$-\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y3}\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y4}$	$-\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y3}\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y5}$	0	0	0	0	0
$\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y4}$	$-\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y4}\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}$	$-\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y4}\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y3}$	$(1 - \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y4})\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y4}$	$-\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y4}\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y5}$	0	0	0	0	0
$\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y5}$	$-\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y5}\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}$	$-\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y5}\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y3}$	$-\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y5}\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y4}$	$(1 - \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y5})\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y5}$	0	0	0	0	0
$\hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y3}$	0	0	0	0	$(1 - \hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y3})\hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y3}$	$-\hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y3}\hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y4}$	$-\hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y3}\hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y5}$	0	0
$\hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y4}$	0	0	0	0	$-\hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y4}\hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y3}$	$(1 - \hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y4})\hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y4}$	$-\hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y4}\hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y5}$	0	0
$\hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y5}$	0	0	0	0	$-\hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y5}\hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y3}$	$-\hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y5}\hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y4}$	$(1 - \hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y5})\hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y5}$	0	0
$\hat{\theta}_{Y3 \rightarrow Y4}$	0	0	0	0	0	0	0	...	0
$\hat{\theta}_{Y3 \rightarrow Y5}$	0	0	0	0	0	0	0	...	0
$\hat{\theta}_{Y4 \rightarrow Y5}$	0	0	0	0	0	0	0	0	$(1 - \hat{\theta}_{Y4 \rightarrow Y5})\hat{\theta}_{Y4 \rightarrow Y5}$

**Table 3.6** Variance covariance matrix  $\mathbf{U}(\gamma_X)$  of the individual mathematical parameters ( $\gamma_X$ ).

	$\gamma_{Y1 \rightarrow Y2}$	...	$\gamma_{Y2 \rightarrow Y3}$	...	$\gamma_{Y4 \rightarrow Y5}$
$\gamma_{Y1 \rightarrow Y2}$	$\frac{var(\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2})}{(\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2})^2(1 - \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2})^2}$	...	$\frac{cov(\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}, \hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y3})}{\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}(1 - \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2})\hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y3}(1 - \hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y3})}$	...	$\frac{cov(\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}, \hat{\theta}_{Y4 \rightarrow Y5})}{\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}(1 - \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2})\hat{\theta}_{Y4 \rightarrow Y5}(1 - \hat{\theta}_{Y4 \rightarrow Y5})}$
...	...	...	...	...	...
$\gamma_{Y2 \rightarrow Y3}$	$\frac{cov(\hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y3}, \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2})}{\hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y3}(1 - \hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y3})\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}(1 - \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2})}$	...	$\frac{var(\hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y3})}{(\hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y3})^2(1 - \hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y3})^2}$	...	$\frac{cov(\hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y3}, \hat{\theta}_{Y4 \rightarrow Y5})}{\hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y3}(1 - \hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y3})\hat{\theta}_{Y4 \rightarrow Y5}(1 - \hat{\theta}_{Y4 \rightarrow Y5})}$
...	...	...	...	...	...
$\gamma_{Y4 \rightarrow Y5}$	$\frac{cov(\hat{\theta}_{Y4 \rightarrow Y5}, \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2})}{\hat{\theta}_{Y4 \rightarrow Y5}(1 - \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2})\hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2}(1 - \hat{\theta}_{Y1 \rightarrow Y2})}$	...	$\frac{cov(\hat{\theta}_{Y4 \rightarrow Y5}, \hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y3})}{\hat{\theta}_{Y4 \rightarrow Y5}(1 - \hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y3})\hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y3}(1 - \hat{\theta}_{Y2 \rightarrow Y3})}$	...	$\frac{var(\hat{\theta}_{Y4 \rightarrow Y5})}{(\hat{\theta}_{Y4 \rightarrow Y5})^2(1 - \hat{\theta}_{Y4 \rightarrow Y5})^2}$



In the context of CMR analyses, procedures presented in this section work well. Particularly, although integrating the covariate directly into a given model would be more intuitive, when it is not possible, preliminary analyses (not presented) showed that integrating the covariate into the models or running a posteriori analyses with correlated estimates provided the same biological conclusions. For example, assessing the effect of the winter NAO on annual survival either comparing models with the integrated covariate (Guéry *et al.* 2017) or with the GLS technique performing a linear regression between the winter NAO and annual survival, led to similar conclusions. However, the slopes describing the relation seem to slightly differ depending on the approach used. This would deserve more investigations in order to see if these differences come from the number of parameters at boundaries. The logit link function becomes highly non-linear close to the boundaries, a situation where it is known that the Delta method does not behave well (Cooch & White 2016).

### 3.7 Conclusion

A proper estimation of variance (measure of dispersion or spread of characteristic values within a population) and covariance is truly needed as key elements for accounting for statistical uncertainty or correlation in parameters estimates that are included in biological models or post-hoc analyses. In this paper, we present the basic theory underlying a method for deriving the variance of transformations of several correlated variables estimates in population biology. We provide practical examples and R routines in order to facilitate its use and make the Delta method and post-hoc linear analyses of correlated estimates more accessible to scientists.

However, the Delta method may not be appropriate and should not be used when transformation of variables is highly nonlinear over the range of the examined values. Indeed, in that particular case, the one-dimensional Taylor series approximation used in the Delta method (Cooch and White (2016):B5-B6; Williams, Nichols and Conroy

(2002):736-737) could fail to correctly approximate the variance. In all other cases, the Delta method is easy to use and can be applied.

Our study mostly uses examples from a CMR framework but what we propose goes beyond CMR models and can be used in any framework as long as one deal with parameter estimates that come from the same model. We hope that this paper will serve as reference and guideline in further needed investigations, not only in population biology but also in all analyses dealing with correlated estimates and their variances and covariances.

### 3.8 Acknowledgements

We would like to thank all of the summer research assistants, Isabel Buttler and Rob Kelly for their valuable help at different stages of this study. The study at East Bay was supported by the Canadian Wildlife Service-Environment Canada, Nunavut Wildlife Management Board, Greenland Institute of Natural Resources, Polar Continental Shelf Project, Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies, Canadian Network of Centres of Excellence ArcticNet, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada, and the Department of Indian Affairs and Northern Canada. The Canadian Council on Animal Care has approved this research.







## CHAPITRE IV

### CONCLUSION

#### 4.1 Originalité et importance de l'étude

##### 4.1.1 Discussion des principaux résultats

Nous avons étudié la réponse aux fluctuations hivernales climatiques et météorologiques, en termes de survie inter-annuelle, des eiders à duvet de trois populations géographiquement dispersées. Ces trois populations ne passent pas l'hiver aux mêmes endroits (Figure 1.1) et sont donc soumises à des conditions hivernales différentes (Tableau 1.1). Les résultats indiquent que la survie hivernale des eiders est reliée aux fluctuations hivernales d'un indice climatique global (Chapitre 1) et particulièrement à une variable météorologique locale (Chapitre 2). Cependant, nous avons mis en évidence de l'hétérogénéité dans la réponse de la survie, tant en comparant les populations entre elles (hétérogénéité inter-populationnelle), qu'entre des groupes d'individus d'une même population (hétérogénéité intra-populationnelle). Ceci suggère que les mécanismes impliqués dans la réponse de la survie aux conditions hivernales sont différents entre et au sein de ces populations.

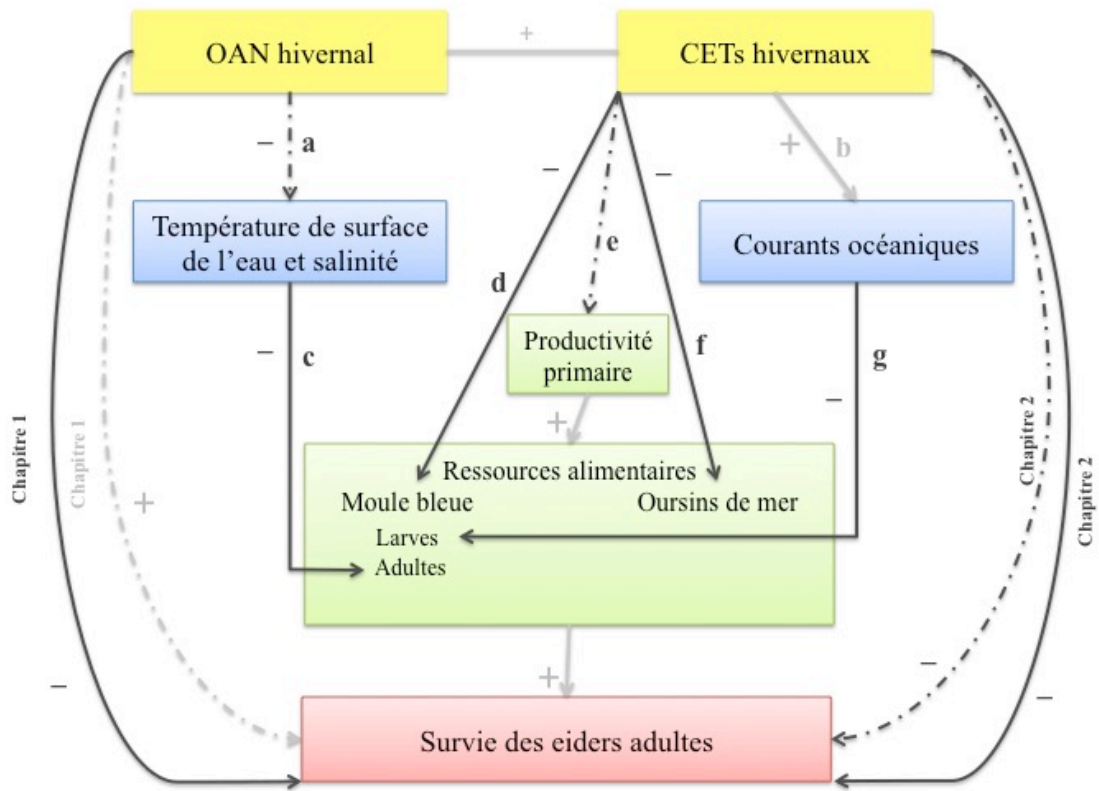
Des effets directs de l'Oscillation Atlantique Nord hivernale et de l'activité cyclonique extra-tropicale hivernale locale ont été détectés sur la survie des eiders nichant dans l'Arctique canadien et migrant sur la côte Atlantique sud du Canada, alors que ces effets sont indirects, décalés dans le temps, sur la survie des eiders sédentaires du nord de la Norvège par exemple (Figure 2.1). Sur la côte Atlantique

sud du Canada, les effets directs qui y sont observés peuvent s'expliquer par le fait que l'O.A.N hivernale, dans sa phase positive, est fortement liée à une diminution des températures de l'air et de l'eau et à une augmentation de l'activité de tempêtes (Tableau 1.1), conditions défavorables aux eiders par définition. En effet, même si les eiders à duvet sont physiologiquement adaptés aux environnements froids, la production de chaleur métabolique augmente considérablement lorsque les oiseaux sont exposés à des températures inférieures à la zone thermo-neutre, respectivement  $\sim 0^{\circ}\text{C}$  et  $\sim 16^{\circ}\text{C}$  dans l'air et l'eau (Jenssen, Ekker & Bech 1989). De plus, les C.E.Ts et leurs vents violents augmentent la vitesse du courant et ainsi les coûts de déplacement des eiders (Hawkins *et al.* 2000), augmentent la turbidité de l'eau, réduisent l'acuité visuelle des oiseaux (Eriksson 1985; Henkel 2006), peuvent finalement augmenter les coûts liés à l'alimentation (Heath & Gilchrist 2010) et réduire le gain énergétique (Dehnhard *et al.* 2013; Shipley 2016), causant des famines (Chambers *et al.* 2011) ou diminuant directement la survie. Ainsi, l'augmentation des coûts énergétiques et physiologiques pour s'alimenter et se déplacer sur l'aire de migration, ajoutés à ceux aussi très élevés de la migration en elle-même (Wikelski *et al.* 2003; McWilliams *et al.* 2004; Morrison, Davidson & Wilson 2007), peuvent expliquer pourquoi la survie des eiders du Canada, hivernant dans le sud du Canada atlantique, serait directement liée aux conditions hivernales de cette région. À l'inverse, les eiders sédentaires du Nord de la Norvège sont soumis à des conditions hivernales plus clémentes (Tableau 1.1, Tableau 2.1), c'est-à-dire des températures plus douces, moins de C.E.Ts et des vitesses de vents extrêmes plus faibles, et n'ont pas à combler les coûts liés à la migration. On ne détecte donc pas d'effet direct des conditions météorologiques hivernales dans cette région (Tableau 1.2, Tableau 2.2).

Hormis cet effet direct dans le sud du Canada atlantique, tous les effets détectés sur les autres aires de migration au Groenland, en Islande et au Nord de la Norvège sont observés avec un décalage temporel (effet indirect) et concernent les C.E.Ts extrêmes que ce soit en termes d'amplitude ou de durée (Figure 2.1). Nous avons remarqué que

ces aires de migration ont en commun la présence de fjords qui pourraient faire office « d’abris climatiques » (que nous avons appelé *climatic shelter* dans le Chapitre 2), canalisant la réponse des populations aux conditions météorologiques ou climatiques. En effet, on peut penser que ces « abris » qui peuvent s’étendre profondément à l’intérieur des terres, comme au Groenland par exemple (Ravn Merkel *et al.* 2002), protègent les eiders des effets directs. Cependant à un niveau extrême, les conditions météorologiques et océaniques, et particulièrement les vents violents associés aux C.E.Ts extrêmes perturbent les systèmes côtiers (Richardson & LeDrew 2006) et peuvent détruire les lits de bivalves à faible profondeur (Reusch & Chapman 1995; Carrington 2002a; Carrington *et al.* 2009), décimer les oursins (Ebeling, Laur & Rowley 1985) et réduire la productivité primaire (Fujii & Yamanaka 2008) provoquant des effets en cascade sur l’abondance des bivalves et avec un décalage temporel sur la survie des eiders à duvet qui les consomment (Bustnes & Erikstad 1990; Guillemette, Ydenberg & Himmelman 1992; Varennes *et al.* 2015) (Figure 4.1). Il est intéressant de noter que nous avons également étudié cet effet « abri » dans l’article fourni en annexe (Høyvik Hilde *et al.* 2016) et bien que l’échelle spatiale de ces travaux soit très différente, certains mécanismes impliqués pourraient être similaires (lien entre protection, vent et perte énergétique).





**Figure 4.1** Schéma récapitulatif des potentiels mécanismes expliquant les relations entre la survie des eiders et l'O.A.N hivernale et les C.E.T hivernaux. Par exemple, l'effet de la diminution de l'abondance ou de la qualité des ressources peut être directement du aux C.E.Ts extrêmes qui les détruisent ou les déplacent et indirect via la diminution de la productivité primaire (Fujii & Yamanaka 2008) ou le ralentissement de la croissance des moules (Sukhotin et al. 2006); a : Sarafanov (2009); b : Sorteberg, Kvamstø and Byrkjedal (2005); c : Braby and Somero (2006), Brenko and Calabrese (1969); d : Reusch and Chapman (1995), Carrington (2002b); Carrington *et al.* (2009); e : Fujii and Yamanaka (2008); f : Ebeling, Laur and Rowley (1985); g : Berge *et al.* (2005)

Les mécanismes impliqués dans les relations entre la survie des eiders, l'O.A.N hivernale et l'activité des C.E.Ts locaux (Figure 4.1) semblent également être différents entre les populations. Pour les eiders qui se reproduisent dans l'Arctique canadien, l'effet direct précédemment détecté de l'O.A.N hivernale pourrait être expliqué, du moins en partie, par sa relation avec le nombre d'ETC dans le sud du Canada atlantique. Ainsi, dans cette région, l'effet apparent de l'O.A.N pourrait donc être expliqué par l'activité des C.E.Ts. Dans le nord de la Norvège à l'inverse, l'O.A.N hivernale et la vitesse maximale des vents du C.E.T le plus violent ont, sur la survie des eiders nichant et hivernant à cet endroit, des effets décalés dans le temps qui semblent indépendants les uns des autres et s'additionner pour expliquer jusqu'à 53% de la survie des eiders femelles adultes (Tableau 2.2). Le lien entre ces deux variables et les conditions océanographiques dans le nord-est de l'Atlantique pourrait expliquer cet effet cumulatif. En effet, une faible O.A.N hivernale avec un décalage allant jusqu'à 3 ans entraîne une augmentation de la température et de la salinité de la mer dans l'Atlantique Nord sous-polaire (Sarfanov 2009). Cette augmentation de la température et de la salinité de la mer a, à son tour, un impact négatif sur la survie des larves de moules bleues (Brenko & Calabrese 1969; Menge, Chan & Lubchenco 2008) s'additionnant aux effets des C.E.Ts mentionnés ci-dessus sur les ressources des eiders (Figure 4.1)).

Par ailleurs, nous avons détecté comme attendu des réponses démographiques différentes aux conditions climatiques et météorologiques hivernales entre les individus de la population canadienne mais pas entre ceux de la population du nord de la Norvège. En effet, parmi les eiders nichant au Canada, un groupe, celui présumé hiverner dans des conditions hivernales plus rudes soit sur la côte atlantique sud du Canada, est impacté plus fortement que l'autre par l'O.A.N hivernale, celui présumé hiverner au Groenland (section 1.5.2). À ce stade, nous proposons donc que l'hétérogénéité intra-populationnelle détectée au sein de cette population pouvait s'expliquer par les différentes tactiques de migrations hivernales (Chapitre 1). Cette

hypothèse fût ensuite confirmée par les résultats sur l'effet des C.E.Ts où les variations des conditions hivernales locales de chacune des deux aires de migration expliquaient uniquement la variation de la survie des individus du groupe correspondant (Chapitre 2). Par exemple, l'activité des C.E.Ts locaux du Groenland n'était liée qu'à la survie du plus grand groupe, le même répondant moins fortement à l'O.A.N hivernale, et pas à celle du deuxième groupe et l'activité des C.E.Ts locaux de la côte atlantique sud du Canada n'était liée qu'à la survie des eiders du deuxième groupe. En plus des résultats de la population canadienne, nous avons constaté que les conditions météorologiques hivernales ont le même impact (même pente) sur la survie de tous les eiders qui se reproduisent et qui hivernent au même endroit dans le nord de la Norvège et qui font ainsi face aux mêmes conditions environnementales hivernales. Ainsi, aucune hétérogénéité dans la réponse démographique à l'O.A.N hivernale n'a pas été détectée entre les individus de cette population. Concernant les eiders nichant au Svalbard, même si le manque de données de recapture ne nous a pas permis de tester l'hétérogénéité intra-populationnelle, nous avons pu détecter des effets de l'activité cyclonique dans chacun des deux aires de migration hivernale sur la survie des individus à l'échelle de la population (Figure 2.1). En effet, nous avons mis en évidence un effet indirect de la durée des C.E.Ts extrêmes d'Islande et un effet indirect de l'amplitude maximale des C.E.Ts extrêmes du nord de la Norvège (vitesse de vent maximale du C.E.T le plus violent) sur la survie des eiders nichant au Svalbard. On remarquera donc que la survie de ces eiders du Svalbard, dont une partie migre au nord de la Norvège, est impactée par la même variable que les résidents du nord de la Norvège, ce qui vient encore conforter notre hypothèse disant que l'hétérogénéité inter- et intra-populationnelle observée s'explique par les différences de tactique de migration.

Enfin, toujours dans une volonté de comparer les populations entre elles ou les individus d'une même population entre eux afin de détecter les potentielles différences de réponse à leur environnement et aux changements climatiques actuels,

nous nous sommes aperçus d'un frein méthodologique concernant l'utilisation d'estimateurs corrélés, comme par exemple des taux de survie qui proviennent du même modèle de CMR, en particulier le calcul de leur variance (mesure de la dispersion des observations) dès lors qu'il s'agit d'évaluer l'effet de covariables (ex : variables climatiques ou météorologiques) sur les estimateurs impliquant une distribution multinomiale (ex : le statut reproducteur). Ce frein empêche les scientifiques non-statisticiens d'utiliser des analyses appropriées, justement à cause de cette non-indépendance, une des principales hypothèses des tests paramétriques (ex : test t de Student ou ANOVA...) ne pouvant alors point être utilisés. Nous avons donc tenté de combiner dans un même document et sous forme de guide pratique les pré-requis généraux, les bases de la théorie et une démarche statistique appuyée d'exemples pratiques et concrets afin 1) d'obtenir une estimation correcte de la variance/covariance et 2) de pouvoir les utiliser dans une analyse *a posteriori* appropriée. Ces dernières sont nécessaires pour prendre en compte la corrélation des estimateurs inclus dans les modèles biologiques et les analyses dites *a posteriori* permettant de répondre à ces questions de projection future sur lesquelles les scientifiques ciblent de plus en plus leur attention. Nous avons non seulement expliqué toute la démarche étape par étape, mais nous avons également fourni des codes R clés en main (R Core Team 2015) afin de faciliter son utilisation et de rendre la « méthode delta » et les analyses *a posteriori* plus accessibles aux scientifiques.

#### 4.1.2 Originalité et importance des données de l'étude

Dans un contexte de changements climatiques, plusieurs études ont déjà montré que le réchauffement global affectait la dynamique des populations (Hughes 2000; Stenseth *et al.* 2002; Walther *et al.* 2002; Parmesan & Yohe 2003; Root *et al.* 2003). Comme mentionné dans la section 0.1.1, en plus de ce changement directionnel, la plupart des scénarios de l'IPCC (2013) prédit également une augmentation de la variabilité climatique due à des événements climatiques extrêmes plus fréquents. Une question majeure en écologie est de prédire l'impact de cette augmentation de

variabilité sur les populations et les écosystèmes (Drake 2005; Boyce *et al.* 2006). Leurs impacts, étudiés sur les populations sauvages, se concentrent généralement sur une seule population (par exemple Barbraud 2010 ou Oro 2016, mais voir Post & Forchhammer 2002; Harris *et al.* 2005; Jenouvrier *et al.* 2009a). Pourtant, des populations de la même espèce peuvent être caractérisées par diverses stratégies biologiques (ex : Schultner *et al.* 2013) et ainsi exposées à des conditions environnementales diverses. En conséquence, elles peuvent réagir différemment aux changements des conditions environnementales, en particulier chez les espèces migratrices où les effets des conditions hivernales sur les taux vitaux et la dynamique des populations peuvent dépendre de leur tactique migratoire (Alves *et al.* 2013). Des études de suivi individuel à long terme et sur plusieurs populations géographiquement séparées, difficiles à mettre en place en milieux naturels, sont donc indispensables pour étudier la réponse d'une espèce aux fluctuations climatiques. C'est ce que nous ont permis de faire les trois imposantes bases de données mises à disposition ou mises au point dans ce projet. En effet, l'incroyable logistique et les efforts humains, matériels et financiers déployés ces 19, 22 et 33 années, respectivement au Svalbard, à East Bay et au nord de la Norvège ont rendu possible cette comparaison à long terme des réponses inter- et intra-populationnelles des eiders à duvet aux variations de leur environnement (Chapitre 1 et 2).

En tant qu'événement climatique extrême, les cyclones tropicaux et les vents violents associés sont souvent connus et étudiés pour leur impact sur la démographie de la faune sauvage (Dunham, Erhart and Wright (2011) sur une espèce de lémurien ou Pike and Stiner (2007) sur des espèces de tortues marines). Cependant, la plupart des études sur les effets dévastateurs de ces cyclones tropicaux ne s'intéressent qu'à quelques événements extrêmes ponctuels sur une seule population (par exemple sur les oiseaux, (Chambers *et al.* 2011; Raynor *et al.* 2013). De plus, la vulnérabilité de la faune marine aux cyclones hors zone tropicale, les C.E.Ts, pourtant un des principaux responsables de la variabilité atmosphérique des latitudes moyennes (voir section

0.2.3.3), n'avait encore jamais été explorée, bien que beaucoup d'espèces marines vivent, se reproduisent ou hivernent en dehors des tropiques. En couplant les données CMR à long terme avec quelques données de suivi individuel sur les zones d'hivernage, nous proposons, à notre connaissance, la première étude quantitative de l'impact des cyclones extra-tropicaux hivernaux et de leur extrême sur la survie annuelle des adultes d'une espèce d'oiseau marin sauvage (voir Chapitre 2).

Par ailleurs, comme plusieurs espèces d'oiseaux marins, les eiders à duvet nichent et/ou migrent dans des régions circumpolaires (voir par exemple Figure 1.1). De par cette distribution, leur étude, gestion et conservation requièrent des efforts de collaborations internationales. Ce projet repose donc sur un travail multidisciplinaire (biologie, écologie, biostatistiques, météorologie, climatologie, etc) conjointement avec plusieurs équipes, laboratoires de recherche et universités de différents pays : l'Université du Québec à Rimouski (U.Q.A.R, Québec, Canada : Lorelei Guéry et Joël Bêty), l'Institut Polaire Norvégien (NPI, Norvège : Sébastien Descamps et Geir W. Gabrielsen), l'Institut Norvégien de recherche sur la Nature (NINA, Norvège : Sveinn Are Hanssen, Kjell Einar Erikstad et Børge Moe), l'Université norvégienne des sciences et technologies (Norvège : Kjell Einar Erikstad), le centre national de recherche sur la faune sauvage (NWRC, Ontario, Canada, Grant H. Gilchrist), le Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive (C.E.F.E, France : Roger Pradel), l'Université de Reading (Angleterre : Kevin Hodges), le Centre de coopération International en Recherche Agronomique pour le Développement (C.I.R.A.D : Laurianne Rouan) et l'Institution d'Océanographie de Woods Hole et le Centre d'Études Biologiques de Chizé (WHOI, USA et C.E.B.C, France : Stéphanie Jenouvrier).

## 4.2 Implications et perspectives

### 4.2.1 Au niveau de la dynamique de population

L'hétérogénéité individuelle quelle qu'en soit l'origine, entraîne de nombreuses différences au niveau de la capacité des individus à se nourrir, à se reproduire et à survivre aux changements environnementaux. L'identification et la compréhension de ces variations démographiques entre les individus sont nécessaires pour comprendre comment les fluctuations environnementales vont impacter la dynamique : l'hétérogénéité entre les individus est porteuse d'informations clés et ne peut pas être mise à l'écart lors de l'estimation d'un paramètre moyen pour une population (Benton, Plaistow & Coulson 2006). En effet, ces différences génèrent une structure, en fonction des proportions d'individus dans chaque catégorie de réponse, qui peut fluctuer indépendamment de la taille totale de la population et influencer fortement la dynamique et la viabilité de cette population (Caswell 2001; Coulson *et al.* 2001). Par exemple, l'impact de la variabilité environnementale peut être contrasté entre les individus d'une même population selon leur âge ou leur sexe (Coulson *et al.* 2001), mais également selon leur trait d'histoire de vie comme leur tactique migratoire (Chapitre 1 et 2). En conséquence, deux populations de structures différentes peuvent répondre différemment aux mêmes fluctuations climatiques (Coulson *et al.* 2001). Bien que les populations structurées, en classe d'âge par exemple, aient largement été étudiées, le fait que des groupes d'individus peuvent répondre différemment a rarement été pris en compte dans l'étude de l'impact des fluctuations climatiques. La prochaine étape serait maintenant d'intégrer cette hétérogénéité inter- et intra-populationnelle dans des modèles matriciels de population (Caswell 2001) afin d'estimer les taux de croissance et de prédire les trajectoires des populations en fonction des potentiels scénarios climatiques futurs en prenant en compte l'effet et les variations de chaque covariable sur le taux de croissance.

#### 4.2.2 Au niveau de la réponse à la variabilité climatique

Même si la survie adulte d'une espèce longévive devrait être canalisée contre la variabilité environnementale (Gaillard & Yoccoz 2003; voir section 0.1.3.1), notre étude confirme que lors d'événements météorologiques extrêmes, la survie de ces espèces peut être réduite (Newton 2007; Moreno & Møller 2011). En effet, les conditions climatiques extrêmes (telles que les C.E.Ts) ont une incidence significative sur la survie des adultes pendant la période hivernale et peuvent avoir des effets drastiques sur les tendances démographiques même avec des réductions minimales de la survie. De plus, nous avons étudié plusieurs caractéristiques (fréquence, durée et amplitude). De façon intéressante, la survie des eiders, lorsqu'elle est influencée par les événements climatiques extrêmes, est affectée par l'amplitude et la durée de l'événement extrême, mais pas leur fréquence. Ce résultat est remarquable, puisque les modèles de population axés sur l'impact des événements climatiques extrêmes se concentrent généralement sur leur fréquence (par exemple, Jenouvrier *et al.* 2015), plutôt que sur leur amplitude (mais voir Pardo *et al.* in press). Ceci est particulièrement important puisque la fréquence, l'amplitude et la durée de ces événements extrêmes devraient augmenter d'après la plupart des scénarios climatiques futurs (Rind, Goldberg & Ruedy 1989; Easterling, Ellner & Dixon 2000) entraînant potentiellement de sérieux impacts sur la survie des individus et donc sur la persistance des populations. En ce qui concerne les travaux futurs, il pourrait être intéressant de considérer l'effet du regroupement des cyclones (Mailier *et al.* 2006), c'est-à-dire lorsque les C.E.Ts se succèdent dans un court laps de temps, et étudier si les oiseaux ne sont affectés que par des cyclones intenses séparément ou aussi par l'effet cumulatif d'une succession de C.E.Ts, même plus faibles.

#### 4.2.3 Au niveau de la méthodologie

D'un point de vue général, les approches de modélisation utilisées ou développées dans cette étude peuvent être étendues à n'importe quelle autre discipline et



pourraient ouvrir des perspectives d'application, et en particulier en écologie des populations. Dès lors que des données individuelles incomplètes ne permettent pas de classer avec certitude tous les individus, la démarche des Chapitre 1 et 2 peut être utilisée. Non seulement pour mieux comprendre la connectivité migratoire, qui est particulièrement difficile à étudier en raison de la difficulté de suivre chaque individu et population toute l'année (Webster *et al.* 2002), et qui pourrait être liée à la variabilité génétique parmi les groupes (Sonsthagen *et al.* 2009) ou à des différences d'histoire de vie; mais aussi en éco-épidémiologie (Bansal, Grenfell & Meyers 2007) ou écologie des maladies (Lloyd-Smith *et al.* 2005), dès que l'on soupçonne l'hétérogénéité. On pourrait imaginer détecter des groupes à partir de données CMR, puis les combiner à des analyses génétiques, à des données isotopiques ou à des données sérologiques permettant de valider la classification des individus en fonction de leur aire d'hivernage, du comportement alimentaire ou du statut physiologique et immunologique.

#### 4.3 Limites de l'étude

##### 4.3.1 Hétérogénéité cachée et modèle de mélange

Les modèles de mélange utilisés dans cette étude (Chapitre 1 et 2) sont connus pour être une méthode probabiliste efficace pour obtenir une classification des observations (voir section 0.3.1). Ils permettent ainsi de rendre compte de l'hétérogénéité d'origine indéterminée et l'utilisation de deux classes est généralement considérée comme suffisante (Pledger, Pollock & Norris 2003). Cependant, la détection de deux classes par sélection de modèle ne doit donc pas être considérée comme une preuve que ces groupes sont effectivement présents; elles sont à l'origine un artefact pour permettre l'hétérogénéité dans le modèle (Pledger, Pollock & Norris 2003). En particulier, si les individus connus pour appartenir au même groupe hypothétique ne sont pas classés de la même façon, ou si, tous mis dans la même classe, les attributs de la classe s'écartent de ce qui est attendu, les classes ne reflètent

probablement pas les groupes hypothétiques. Mais à l'inverse, si les attributs de la classe s'accordent étroitement avec les attributs attendus, ceci est une indication que les groupes hypothétiques peuvent structurer la population. L'étape de validation *a posteriori*, en comparant avec des données individuelles connues est donc indispensable pour voir si le modèle alloue effectivement les individus à des groupes identifiables. Notre étude a été limitée par le nombre de ces données individuelles connues, soit le nombre de femelles avec un suivi satellitaire de migration hivernale, qui en plus grand nombre nous aurait permis d'aller plus loin de la validation *a posteriori*. Une autre limite de l'étude liée à la complexité des méthodes est son aspect « data-phage ». En effet, en plus d'une quantité suffisante de données individuelles pour la validation *a posteriori*, l'utilisation des modèles de mélange demande de grandes bases de données de CMR, notamment en termes de recaptures.

#### 4.3.2 Approche corrélative

Notre étude repose principalement sur des corrélations et l'absence du lien mécanistique est une limite. En effet, la disponibilité des ressources et leur dynamique au cours du temps n'ont pas pu être modélisées. Des études sur cet aspect, comme le nouveau projet démarré par la station zoologique de Tvärminne et l'université d'Helsinki reliant les effets du climat, la dynamique des moules, des eiders à duvet et des pygargues à queue blanches, sont essentielles pour conforter nos hypothèses. Les études corrélatives sont donc limitées puisqu'elles ne permettent pas d'établir clairement les relations de cause à effet. En effet, on se souvient des paroles enseignées dans nos cours de base en statistiques comme « une corrélation n'entraîne pas de causalité » ou « inférer des causes sans expérimentation contrôlée et randomisation est impossible ». Pour leur défense, l'approche de Bill Shipley dans la partie préliminaire de son livre intitulé « *Cause and Correlation in Biology* » (2001) m'a paru très pertinente. Il y fait une analogie très bien trouvée entre le *Wayang Kulit*,

le théâtre d'ombres de marionnettes en cuir, et les observations de la Nature faites par les scientifiques : « *Les biologistes participent involontairement au jeu d'ombres de la Nature. Ces ombres sont lancées lorsque les processus causaux dans la nature sont interceptés par nos mesures. Comme le public du Wayang Kulit, le biologiste ne peut pas simplement regarder derrière l'écran et observer directement les processus causaux réels. Tout ce qui peut être directement observé sont les conséquences de ces processus sous la forme de modèles compliqués d'association et d'indépendance dans les données. Comme pour les ombres, ces modèles corrélacionnels sont des projections incomplètes - et potentiellement ambiguës - des processus causaux originaux. Cependant, nous pouvons en déduire beaucoup sur les processus causaux sous-jacents si nous apprenons à étudier leurs détails, affiner leurs contours, et surtout si nous pouvons les étudier dans leur contexte.* » Sous cet angle de vue, les études corrélatives sont donc indispensables afin d'affiner suffisamment les contours de l'ombre et d'en déterminer la ou les causes le plus précisément possible. Les résultats de toutes ces études corrélatives mis bout à bout permettent de mieux connaître le système et de proposer un diagramme de causalité hypothétique qui pourrait être testé dans des analyses de pistes causales ou *Path analyses* (Wright 1934; Shipley 2016) pour essayer d'aller plus loin.





## APPENDICE A

### MIND THE WIND : MICROCLIMATE EFFECTS ON INCUBATION EFFORT OF AN ARCTIC SEABIRD

Christoffer Høyvik Hilde<sup>1</sup>, Christophe Pelabon<sup>2</sup>, Lorelei Guéry<sup>3</sup>, Geir Wing  
Gabrielsen<sup>4</sup> & Sébastien Descamps<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Department of Biology, Norwegian University of Science and Technology, 7491 Trondheim, Norway

<sup>2</sup>Centre for Biodiversity Dynamics, Department of Biology, Norwegian University of Science and Technology, 7491 Trondheim, Norway

<sup>3</sup>Département de Biologie, Chimie et Géographie, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Canada

<sup>4</sup>Fram Centre, Norwegian Polar Institute, 9296 Tromsø, Norway

**Mind the wind: microclimate effects on incubation effort of an arctic seabird**Christoffer Høyvik Hilde<sup>1</sup>, Christophe Pélabon<sup>2</sup>, Lorelei Guéry<sup>3</sup>, Geir Wing Gabrielsen<sup>4</sup> & Sébastien Descamps<sup>4</sup><sup>1</sup>Department of Biology, Norwegian University of Science and Technology, 7491 Trondheim, Norway<sup>2</sup>Centre for Biodiversity Dynamics, Department of Biology, Norwegian University of Science and Technology, 7491 Trondheim, Norway<sup>3</sup>Département de Biologie, Chimie et Géographie, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Canada<sup>4</sup>Fram Centre, Norwegian Polar Institute, 9296 Tromsø, Norway**Keywords**

Climate change, common eider, incubation, life-history, microclimate, nest shelter, nest site selection, wind.

**Correspondence**

Christoffer Høyvik Hilde, Department of Biology, Norwegian University of Science and Technology, 7491 Trondheim, Norway.

Tel: +47 41318384;

E-mail: chhilde@gmail.com

**Funding Information**This study was funded by the Norwegian Research Council (Arctic Field Grant), the Norwegian Polar Institute (the MOSJ program; [www.mosj.npolar.no](http://www.mosj.npolar.no)) and the SEAPOP program ([www.seapop.no](http://www.seapop.no)).

Received: 11 June 2015; Revised: 30 December 2015; Accepted: 5 January 2016

**Ecology and Evolution 2016; 6(7): 1914–1921**

doi: 10.1002/ece3.1988

**Abstract**

The energetic costs of reproduction in birds strongly depend on the climate experienced during incubation. Climate change and increasing frequency of extreme weather events may severely affect these costs, especially for species incubating in extreme environments. In this 3-year study, we used an experimental approach to investigate the effects of microclimate and nest shelter on the incubation effort of female common eiders (*Somateria mollissima*) in a wild Arctic population. We added artificial shelters to a random selection of nesting females, and compared incubation effort, measured as body mass loss during incubation, between females with and without shelter. Nonsheltered females had a higher incubation effort than females with artificial shelters. In nonsheltered females, higher wind speeds increased the incubation effort, while artificially sheltered females experienced no effect of wind. Although increasing ambient temperatures tended to decrease incubation effort, this effect was negligible in the absence of wind. Humidity had no marked effect on incubation effort. This study clearly displays the direct effect of a climatic variable on an important aspect of avian life-history. By showing that increasing wind speed counteracts the energetic benefits of a rising ambient temperature, we were able to demonstrate that a climatic variable other than temperature may also affect wild populations and need to be taken into account when predicting the effects of climate change.

**Introduction**

Most scenarios of future climate predict a further increase in ambient and seawater temperatures, precipitation, and in the frequency of extreme weather events (Christensen et al. 2013). Although rising temperatures often have a negative effect on life-history traits and population dynamics (Both et al. 2006; Drever et al. 2012), some species may benefit from increasing temperatures (McKinnon et al. 2013). Incubation is a demanding phase of avian life-history susceptible to changes in thermal conditions (Reid et al. 2000), and a milder climate may decrease the energetic costs during this reproductive phase (D'Alba et al. 2009). This effect may be even more pronounced for birds incubating in extreme environments (Tulp and

Schekkerman 2006). For instance, Arctic breeding shorebirds experience a daily energy expenditure up to 50% higher than birds breeding in temperate areas, the energy expenditure being highest during incubation (Piersma et al. 2003). Even though rising ambient temperatures may decrease the energetic costs of incubation, other climatic factors such as wind and humidity may have the opposite effect. Wind can increase the rate of heat loss by disrupting the plumage and reducing thermal insulation, leading to an increase in energy expenditure (Weimerskirch et al. 2002). Even small changes in wind speed can drastically increase the convection of heat from the incubating bird to the environment (Heenan and Seymour 2012). Similarly, optimal nest humidity is important for successful chick development and hatching (Ar and Rahn

1980), and rainfall can negatively affect the survival of both chicks (Ancil et al. 2014) and parents (Öberg et al. 2015). More humid conditions during incubation could possibly increase the energy spent for maintaining an optimal body temperature. To our knowledge, however, the effects of neither wind nor relative humidity on the energetic costs of incubation have been investigated in birds.

The amount of shelter provided by a nest could potentially reduce the energy required by an incubating bird for maintaining body and clutch temperature at an optimal level and thus reduce the incubation costs. Hence, parents occupying sheltered nest sites may have better breeding performance than those occupying exposed nest sites, or similar breeding performance, but at a lower energetic cost, these effects being more pronounced during years with adverse weather conditions (e.g., strong wind, cold temperature, and precipitation). Studies have shown that female common eiders (*Somateria mollissima*) nesting on a windswept island lose body weight faster than those in more sheltered colonies (Kilpi and Lindstrom 1997) and that artificial shelters may decrease mass loss during incubation (Fast et al. 2007) independently of the female phenotypic quality (D'Alba et al. 2009). Although these studies confirm the important role of ambient temperature on the energetic costs of incubation, they did not investigate the specific effects of other microclimatic factors, such as wind and humidity, and their possible interaction effect on these costs.

If we are to predict the impact of climate change on bird populations, it is crucial to understand the causal relationships between microclimate and incubation effort. Examining the direct and combined effects of wind, humidity and ambient temperature on the energy expenditure during incubation may help understand the effects of microclimate on incubation effort. However, the effects of nest site characteristics on incubation effort may be confounded with variation in individual quality. D'Alba et al. (2009) found that common eider females with naturally sheltered nest sites produced larger clutches than nonsheltered females, implying that females of better quality preferred naturally sheltered nest sites. Consequently, an experimental approach (as in D'Alba et al. (2009)) is strongly recommended for such a study in order to control for the covariance between individual heterogeneity and nest quality (Wilson and Nussey 2010).

We investigated the effects of wind, ambient temperature, and humidity on incubation effort of females in an Arctic population of common eiders in Kongsfjorden, Svalbard. Using the body mass loss during incubation as an index of incubation effort, we predicted that an

increase in wind and humidity would increase the incubation effort, while an increase in temperature would lower the energy required during incubation and thus lower the incubation effort. We ran the study over 3 years, allowing us to test for interannual variations, expecting female eiders nesting in years with more adverse weather conditions to have a higher incubation effort compared to female eiders nesting in milder years. In order to disentangle the specific effect of wind from the effects of other microclimatic variables on the incubation effort, while controlling for variation in female quality, we experimentally manipulated the degree of wind protection of the nest by adding artificial shelters around a random selection of nests occupied by incubating females. Female eiders with a nest shelter were expected to have a lower incubation effort than those occupying nonsheltered nests, especially in years with high wind speeds.

## Methods

### Study species and study site

The common eider is a sea duck known to be sensitive to climatic conditions (Lehikoinen et al. 2006; Descamps et al. 2010). It has a circumpolar distribution breeding mainly in Arctic and Boreal marine areas. Female eiders lay eggs in small cup-shaped holes filled with down and they incubate without male aid, relying upon accumulated body reserves during the whole incubation period of ca. 25 days (Hanssen et al. 2002). During this period, the females occasionally leave the nest for a short trip to nearby water to drink (Crisuolo et al. 2000). On Svalbard, incubating females generally nest on small barren islands and lose approximately 35–40% of their initial body weight during incubation (Gabrielsen et al. 1991). This body mass loss during incubation is a good proxy of the incubation effort for this species.

This study was conducted on Prins Heinrich island outside Ny-Ålesund in Kongsfjorden (78°55'N, 12°00'E), Svalbard, during three subsequent breeding seasons (2012–2014). This island (2.43 hectares) is covered with tundra vegetation and soil, with a surrounding shoreline of small rocks. Between 200 and 400 eiders nest on the island ( $N = 218, 271$ , and  $362$  in 2012, 2013, and 2014, respectively), as well as a few pairs of Barnacle geese (*Branta leucopsis*), Glaucous gulls (*Larus hyperboreus*), and Arctic terns (*Sterna paradisaea*). The main predator of common eider eggs is the Glaucous gull, of which three pairs were nesting on the island each year. In this population, females started laying eggs in early June (4 June 2012 and 2013 and 3 June 2014).



### Nest-site assessment

All nests on the island were marked and numbered with a wooden stick placed into the ground close to the nest. Nesting birds were monitored every second day until incubation started, and the number of eggs per nest was recorded at each visit. Female eiders usually lay 3–6 eggs and start incubation before the last egg is laid (Hanssen et al. 2002). Nest sites placed close to rocks, driftwood, or natural cavities provided some apparent degree of shelter. However, preliminary analyses showed no marked effect of those natural shelters on incubation effort (mean  $\pm$  SE daily mass loss: with natural shelter =  $1.32\% \text{ d}^{-1} \pm 0.032$ ; without natural shelter =  $1.31\% \text{ d}^{-1} \pm 0.031$ ; See Appendix S2 for statistical tests). Thus, we pooled the data from all nonmanipulated nests into a single category, referred to as “non-sheltered” for further analyses.

### Recorded variables

Females which had finished egg-laying and started incubating were captured using a fishing rod with a nylon loop at the end. Birds were weighed to the nearest 5 g using a Pesola scale, their tarsus length and head-bill length were measured using a caliper, and wing length was measured using a ruler to the nearest mm. The mean dates for the first captures were 12 June 2012 and 2013, and 14 June 2014. After 15 (min 13, max 17) days, the birds were recaptured and weighed. From the two measurements of body mass, we calculated the percentage decrease in body mass per day as:

$$\% \text{ daily mass loss} = 100 \times \frac{(\text{Initial mass} - \text{final mass})}{(\text{Initial mass} \times \text{number of days})}$$

where number of days refers to the period between the first and second capture. This measure was used as a proxy for the incubation effort. The nests were not monitored between the first and second capture so all females were only disturbed twice during our study. Body mass has been shown to be a good proxy of body condition in common eiders (Descamps et al. 2010), and correcting for structural size did not affect the results in this study (not shown).

At first capture, a temperature and humidity logger (iButton Hydrocron DS1921—Maxim Integrated Products, Sunnyvale, CA, USA) was placed approx. 10 cm from the edge of each nest at eider head height (Fig. 1). Ambient temperature and humidity were logged every 10 min until the logger was retrieved at the second capture. In 2014, an anemometer (Davis Instruments, Hayward, CA, USA), logging wind speed and direction, was placed on the island and the wind data were recorded during the whole study period. Mean wind speed measured on the island in 2014 was 2.77 m/s (SD = 0.29) with a mean wind direction of 203.4 degrees (SD = 79.1). Wind



**Figure 1.** Female common eider (*Somateria mollissima*) with an artificial shelter and the temperature/humidity logger inside. A white plastic ball with air vents was placed around the logger to prevent exposure to direct sunlight. Photo: Elise Skottene.

speed measurements on the island were highly correlated with those logged by the Ny-Ålesund weather station located 1.3 km from the study site ( $r = 0.98$ ). Hence, we used the wind speed data from Ny-Ålesund to estimate the wind on the island during the 3 years of the study.

### Nest shelter experiment

To examine the effect of the wind on incubation effort while controlling for potential variation in female quality and keeping humidity and ambient temperature unchanged, we randomly assigned artificial shelters to females with nonsheltered nests. The artificial shelters were placed during the first capture and consisted of three wooden planks (c. 15 cm height, 50 cm length) protecting three sides around the nest (Fig. 1) allowing the bird to move freely in and out of the nest site. A total of 11 and 17 nests were provided with such shelters in 2013 and 2014, respectively. Due to logistic constraints, no artificial shelters were added in 2012. Neither ambient temperature nor humidity was affected by the presence of the artificial shelters (Appendix S2). The wind-shield effect of the artificial shelters was confirmed by using a handheld anemometer (Mastech, Guangdong, China) to measure the wind inside the shelters. After placing a shelter around a nest, the female was observed from a distance until she returned to the nest to make sure the shelter was accepted and the nest was not predated. All females returned to the nest within approx. 10 minutes.

### Statistical analyses

To test for potential differences in clutch size and body mass at first capture between nest shelter categories, we

conducted ANOVAs including both shelter category and year as predictor variables. Data from 2012 were excluded from these analyses because no artificial shelters were used during this year.

We tested the effect of nest shelter on incubation effort, using an ANOVA with shelter category, year and their interaction as predictor variables. To further examine the effects of microclimate variables on the incubation effort of sheltered versus nonsheltered females, we performed two separate multiple regressions, one for each shelter category, because wind was absent in artificially sheltered nest sites. In a first model, we tested the effect of microclimate on the incubation effort of nonsheltered females, with average wind speed, ambient temperature, humidity, and year as predictor variables. In the second model, for artificially sheltered females, only ambient temperature, humidity, and year were used as predictor variables. All covariates were mean centered in both analyses. Model selection was performed using the Akaike's information criterion corrected for small sample size (AICc, Burnham and Anderson (2002)). When several models were within 2 AICc units of the model with the lowest AICc value, we performed model averaging on all these models to obtain weighted parameter estimates (Burnham and Anderson 2002; Nakagawa and Freckleton 2011). The weighted parameter estimates were calculated using full-model averaging (i.e., models not containing the variable of interest contribute zero to the calculation of the average parameter estimate), which is recommended in case of high model selection uncertainty (Symonds and Moussalli 2011). Distributions of the residuals were inspected for all models and confirmed that no transformation was necessary to achieve normality or homoscedasticity. All statistical analyses were performed using R v.3.1.2 (R Core Team, 2013).

## Results

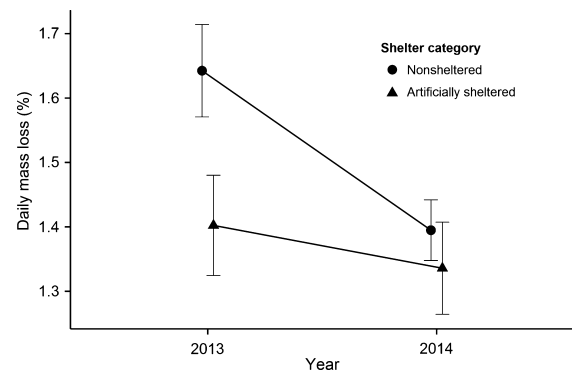
The mean body weight of incubating common eiders at first capture did not differ between years and between shelter categories (Table 1, Appendix S2). The mean clutch size was not different among shelter categories but

tended to vary among years, the average clutch size being larger in 2012 (Table 1, Appendix S2).

Females without artificial shelter had a higher incubation effort in 2013 compared to 2014 (Table 2; Fig. 2). This was most likely due to the more challenging conditions encountered by the birds in 2013, with stronger wind, colder temperature, and higher humidity (Table 1).

**Table 2.** Model selection for the effects of nest shelter (no shelter vs. artificial shelter) and year (2013 and 2014) on the incubation effort as measured by the daily mass loss (%) of incubating female common eiders. K is the number of parameters estimated, AICc the Akaike information criterion corrected for small sample size,  $\Delta$ AICc is the difference in AICc compared to the model with lowest AICc, wAICc is the AICc weights, and  $R^2$  is the fraction of variance explained by the model.

Effect of nest shelter and year on daily mass loss (%)					
Predictors	K	AICc	$\Delta$ AICc	wAICc	$R^2$
Shelter category $\times$ Year	6	-77.1	0	0.916	0.41
Shelter category + Year	5	-72.3	4.78	0.084	0.35
Year	3	-61.3	15.83	0.000	0.21
Shelter category	4	-52.2	24.9	0.000	0.09
Intercept only	2	-48.0	29.14	0.000	0.00



**Figure 2.** Difference in incubation effort as measured by daily mass loss (%) in common eider females between the two shelter categories and between years. Mean  $\pm$  SE are obtained from the best model presented in Table 2.

**Table 1.** Mean ( $\pm$ SE) values of female body mass, clutch size at the start of the incubation and the three microclimate variables for each year and shelter category.

	Mass (g)	Clutch Size	Wind (m/s)	Temp ( $^{\circ}$ C)	Humidity (%RH)
2012 ( $N = 20$ )	1803 $\pm$ 19.1	4.2 $\pm$ 0.12	2.63 $\pm$ 0.02	8.10 $\pm$ 0.10	74.97 $\pm$ 0.91
2013 ( $N = 24$ )	1820 $\pm$ 24.0	3.5 $\pm$ 0.21	3.35 $\pm$ 0.07	5.58 $\pm$ 0.18	87.63 $\pm$ 0.53
2014 ( $N = 43$ )	1823 $\pm$ 14.6	3.0 $\pm$ 0.16	2.59 $\pm$ 0.07	6.21 $\pm$ 0.15	74.29 $\pm$ 0.57
Nonsheltered ( $N = 63$ )	1812 $\pm$ 11.8	3.56 $\pm$ 0.12	2.83 $\pm$ 0.06	6.57 $\pm$ 0.17	77.16 $\pm$ 0.82
Artificially sheltered ( $N = 24$ )	1833 $\pm$ 23.0	3.10 $\pm$ 0.25	2.93 $\pm$ 0.11	6.21 $\pm$ 0.17	80.66 $\pm$ 1.48

Females with an artificial shelter had a lower incubation effort than those without shelter, and this difference was more pronounced in 2013 (Fig. 2).

The estimated effects of the microclimatic variables on nonsheltered females were obtained using model averaging. For these females, higher wind speeds increased incubation effort (Tables 3 and 4). Differences in ambient temperature had little effect on incubation effort at low wind speeds, but became important when wind speed increased (Table 4; Fig. 3). Relative humidity had no marked effect on incubation effort over the range of humidity observed. In artificially sheltered females, neither ambient temperature nor humidity had an effect on incubation effort (Table 5), and the incubation effort was similar in 2013 and 2014, despite marked differences in ambient temperature and humidity. These results confirm the importance of the wind as microclimatic factor affecting incubation effort in common eider females.

## Discussion

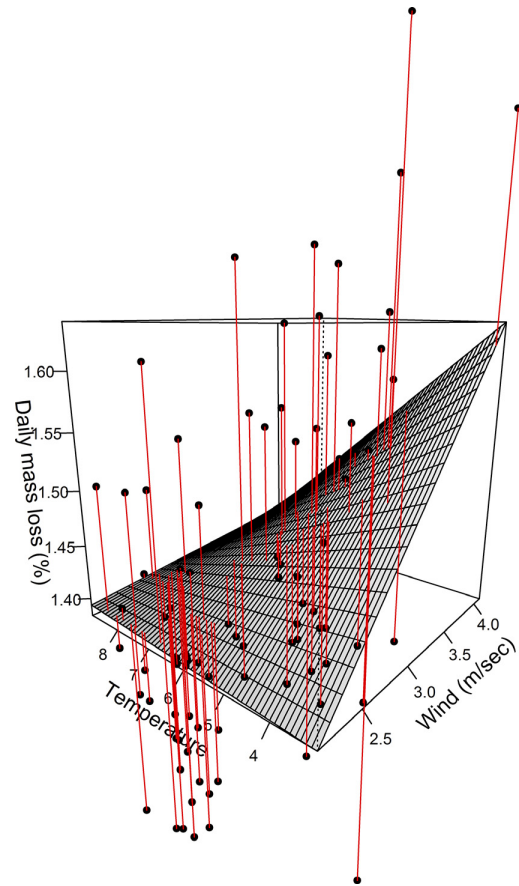
This study shows that microclimate has a strong effect on the incubation effort of female common eiders, but mostly for females incubating in exposed nests (Fig. 2).

**Table 3.** Model selection for the effects of microclimate and year (2012, 2013, and 2014) on the incubation effort as measured by daily mass loss (%) of nonsheltered common eider females. Only models within 2 units of AICc are shown.

Predictors	K	AICc	$\Delta$ AICc	wAICc	$R^2$
Wind + Year	5	−81.2	0	0.37	0.53
Wind × Temp + Year	7	−80.9	0.29	0.32	0.57
Temp + Year	5	−79.6	1.57	0.17	0.52
Humidity + Temp + Year	6	−79.4	1.82	0.15	0.54

**Table 4.** Effects of microclimate and year on daily mass loss for nonsheltered females. All explanatory variables are mean centered. Weighted averages of the parameter estimates were calculated using all models within 2 AICc units of the model with the lowest AICc value (Table 4) (see Appendix S2 for complete model selection). The parameter estimates were calculated using the full-model averaging method (Symonds and Moussalli 2011).

Parameter	Estimate ± SE	Relative importance
Intercept (2012)	1.334 ± 0.044	
Year (2013)	0.246 ± 0.068	1
Year (2014)	0.056 ± 0.058	1
Wind	0.061 ± 0.064	0.68
Temp	−0.013 ± 0.024	0.63
Temp × Wind	−0.019 ± 0.033	0.32
Humidity	−0.0008 ± 0.002	0.15



**Figure 3.** Estimated effects of ambient temperature and wind speed on the incubation effort as measured by daily mass loss (%) of nonsheltered common eider females. The figure is made using parameter estimates presented in Table 4.

For these females, an increase in wind speed increased the incubation effort while increasing ambient temperatures tended to counteract this effect (Fig. 3). When protected from the wind, the influence of temperature on the incubation effort was limited. Consequently, the beneficial effects of sheltered nests were strongly variable from year to year, depending on the weather conditions. In 2013, artificially sheltered females lost on average 0.24% less mass each day compared to nonsheltered females (ca. 77 g in total during 25 days of incubation), and their incubation effort was not affected by either ambient temperature or humidity. In contrast, in 2014 when the wind speed was on average 1 m/s lower than in 2013, the difference in incubation effort between shelter categories was less pronounced, and artificially sheltered females lost only 0.06% less mass each day compared to nonsheltered females (ca. 19 g in total during 25 days of incubation). D'Alba et al. (2009) showed that exposed nests had lower

**Table 5.** Model selection for the effects of microclimate and year (2013 and 2014) on the daily mass loss (%) of sheltered females.

Predictors	K	AICc	$\Delta$ AICc	wAICc	R <sup>2</sup>
Intercept	2	−23.9	0	0.48	0.00
Year	3	−22.8	1.1	0.27	0.06
Humidity	3	−22.6	1.32	0.25	0.05
Temperature	3	−21.6	2.35	0.11	0.01
Temperature + Year	4	−20.7	3.23	0.07	0.09
Temperature + Humidity	4	−20.4	3.50	0.06	0.08

nest site temperatures than sheltered nests at high wind speeds ( $> 5$  m/s). Our study suggests that even small changes at relatively low wind speeds (all the wind speeds recorded were  $< 4$  m/s) can markedly increase the incubation effort of female eiders. An increase in wind speed of 1 m/s, at the average temperature, increased the daily mass loss by 0.062% per day.

Absorption of solar radiation by the plumage of an incubating bird may increase its body temperature (Bakken and Angilletta 2014) and thus decrease the energy required during incubation. It has been shown that birds exposed to solar radiation have a lower metabolic rate than nonexposed birds (Wolf and Walsberg 1996). However, the positive effect of radiation was shown to decrease with an increase in wind speed (Wolf and Walsberg 1996). This could partly explain the interannual differences in body mass loss for the nonsheltered birds. The warming by solar radiation might have had a more positive effect on the incubation energetics of the females incubating in 2012 and 2014, which experienced lower wind speeds (Table 1) and likely more solar radiation (CHH and SD, personal observation) compared to 2013. Although solar radiation could be a confounder, it is unlikely that the effect of wind reported in this study was affected by it. Because the shelters used in this study did not have a roof, both females with and without nest shelter were exposed to the same level of radiation.

Unlike D'Alba et al. (2009), we were unable to detect any differences in incubation effort between females with different degrees of natural shelter. A likely explanation is that the natural shelters included in our study (i.e., rocks, piece of wood) offered limited protection from the wind. A few nest sites with an apparently higher degree of natural shelter were available on the island, but we were unable to capture the females occupying these nest sites and we could not include them in our study. Nevertheless, our results indicate that by choosing a well sheltered nest site, female common eiders could reduce a large part of the negative impact of wind on incubation energetics. Still, naturally sheltered nest sites were not preferred over nonsheltered nest sites by early laying females (CHH, per-

sonal observation), and many females chose nonsheltered nest sites even if sheltered ones were available. This suggests that breeding in a sheltered nest may also have some costs. Predation is often the main cause of reproductive failure in birds (Martin 1993) and nest site selection may represent a trade-off between predation risk and appropriate microclimate for incubation (Amat and Masero 2004). Öst and Steele (2010) have reported that predation risk in common eiders increased with nest shelter, providing a plausible explanation for the observed lack of selection for sheltered nest sites by the females in our study. Moreover, some sheltered nest sites in our study area were close to the shore where the risk of being flooded was high. The energetic benefit from a sheltered nest site may thus be counterbalanced by a higher fitness cost, in terms of nest predation and/or flood risk (Viera et al. 2006). Future climate change may skew this trade-off if wind speeds in the Arctic increases, and thereby increases the benefits of more sheltered nest sites.

Surprisingly, little is known about the effects of climate change on surface winds (Christensen et al. 2013). However, a recent metastudy by Sydeman et al. (2014) reported an increased likelihood of wind intensification toward higher latitudes. Our study suggests that such an increase in wind speed would counteract the energetic gain from the rising ambient temperature predicted from climate change and could possibly increase the energetic costs of incubation, although only at exposed nest sites. These results emphasize the importance of wind, in interaction with ambient temperature, as a key environmental factor that should be accounted for when predicting the effects of a changing climate on breeding populations of ground nesting birds in the Arctic. Most of the documented effects of climate change on seabirds are indirect effects such as changes in food resources or foraging performance (Jenouvrier 2013). However, direct effects of climate change on life-history traits, such as timing of breeding (Visser et al. 2009), breeding success (Descamps et al. 2015), or reproductive effort (Öberg et al. 2015) should not be overlooked. We show that to fully understand the consequences of climate change on the life-histories of breeding birds in the Arctic, studies are needed to investigate whether wind patterns in the Arctic are likely to change, and how such changes may affect bird species with different breeding strategies.

## Acknowledgments

This study was funded by the Norwegian Research Council (Arctic Field Grant), the Norwegian Polar Institute (the MOSJ program; [www.mosj.npolar.no](http://www.mosj.npolar.no)) and the SEA-POP program ([www.seapop.no](http://www.seapop.no)). Permits to capture eiders were obtained from the Governor of Svalbard (project



RiS 361). A special thanks to Elise Skottene for her invaluable help in the field and reviewing the manuscript and Xavier Francoeur, Saga Svavarsdóttir, and Delphin Ruché for assisting in the field. We are also grateful for the help and equipment provided by the employees at Sverdrupstasjonen, Ny-Ålesund, and in particular Wojtek Moskal, Steinar Aksnes, and Christian Zoelly. We also thank Nigel G. Yoccoz and Claus Bech, as well as two anonymous reviewers, for valuable comments on an earlier draft.

## Data accessibility

The data will be accessible on DRYAD prior to publication.

## Conflict of Interest

None declared.

## References

- Amat, J. A., and J. A. Masero. 2004. Predation risk on incubating adults constrains the choice of thermally favourable nest sites in a plover. *Anim. Behav.* 67:293–300.
- Antil, A., A. Franke, and J. Bëty. 2014. Heavy rainfall increases nestling mortality of an arctic top predator: experimental evidence and long-term trend in peregrine falcons. *Oecologia* 174:1033–1043.
- Ar, A., and H. Rahn. 1980. Water in the Avian Egg Overall Budget of Incubation. *Am. Zool.* 20:373–384.
- Bakken, G. S., and M. J. Angilletta. 2014. How to avoid errors when quantifying thermal environments. *Funct. Ecol.* 28: 96–107.
- Both, C., S. Bouwhuis, C. M. Lessells, and M. E. Visser. 2006. Climate change and population declines in a long-distance migratory bird. *Nature* 441:81–83.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer Science & Business Media, Berlin, DE.
- Christensen, J. H., K. K. Kanikicharla, G. Marshall, and J. Turner. 2013. Climate phenomena and their relevance for future regional climate change. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Crisuolo, F., M. Gauthier-Clerc, G. W. Gabrielsen, and Y. le Maho. 2000. Recess behaviour of the incubating Common Eider *Somateria mollissima*. *Polar Biol.* 23:571–574.
- D'Alba, L., P. Monaghan, and R. G. Nager. 2009. Thermal benefits of nest shelter for incubating female eiders. *J. Therm. Biol.* 34:93–99.
- Descamps, S., N. G. Yoccoz, J.-M. Gaillard, H. G. Gilchrist, K. E. Erikstad, S. A. Hanssen, et al. 2010. Detecting population heterogeneity in effects of North Atlantic Oscillations on seabird body condition: get into the rhythm. *Oikos* 119:1526–1536.
- Descamps, S., A. Tarroux, Ø. Varpe, N. G. Yoccoz, T. Tveraa, and S.-H. Lorentsen. 2015. Demographic effects of extreme weather events: snow storms, breeding success, and population growth rate in a long-lived Antarctic seabird. *Ecol. Evol.* 5:314–325.
- Drever, M. C., R. G. Clark, C. Derksen, S. M. Slattery, P. Toose, and T. D. Nudds. 2012. Population vulnerability to climate change linked to timing of breeding in boreal ducks. *Glob. Change Biol.* 18:480–492.
- Fast, P. L. F., H. G. Gilchrist, and G. C. Clark. 2007. Experimental evaluation of nest shelter effects on weight loss in incubating common eiders *Somateria mollissima*. *J. Avian Biol.* 38:205–213.
- Gabrielsen, G. W., F. Mehlum, H. E. Karlsen, O. Andresen, and H. Parker. 1991. Energy cost during incubation and thermoregulation in the female Common Eider *Somateria mollissima*. *Nor. Polarinst. Skr.* 195:51–62.
- Hanssen, S., H. Engebretsen, and K. Erikstad. 2002. Incubation start and egg size in relation to body reserves in the common eider. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 52:282–288.
- Heenan, C. B., and R. S. Seymour. 2012. The Effect of Wind on the Rate of Heat Loss from Avian Cup-Shaped Nests. *PLoS ONE* 7:10.
- Jenouvrier, S. 2013. Impacts of climate change on avian populations. *Glob. Change Biol.* 19:2036–2057.
- Kilpi, M., and K. Lindstrom. 1997. Habitat-specific clutch size and cost of incubation in common eiders, *Somateria mollissima*. *Oecologia* 111:297–301.
- Lehikoinen, A., M. Kilpi, and M. Ost. 2006. Winter climate affects subsequent breeding success of common eiders. *Glob. Change Biol.* 12:1355–1365.
- Martin, T. E. 1993. Nest predation and nest sites. *Bioscience* 43:523–532.
- McKinnon, L., E. Nol, and C. Juillet. 2013. Arctic-nesting birds find physiological relief in the face of trophic constraints. *Sci. Rep.* 3:1816.
- Nakagawa, S., and R. Freckleton. 2011. Model averaging, missing data and multiple imputation: a case study for behavioural ecology. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65:103–116.
- Öberg, M., D. Arlt, T. Pärt, A. T. Laugen, S. Eggers, and M. Low. 2015. Rainfall during parental care reduces reproductive and survival components of fitness in a passerine bird. *Ecol. Evol.* 5:345–356.
- Öst, M., and B. Steele. 2010. Age-specific nest-site preference and success in eiders. *Oecologia* 162:59–69.
- Piersma, T., Å. Lindstrom, R. H. Drent, I. Tulp, J. Jukema, R. I. G. Morrison, et al. 2003. High daily energy expenditure of incubating shorebirds on High Arctic tundra: a circumpolar study. *Funct. Ecol.* 17:356–362.
- R Core Team 2013. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

- Reid, J. M., P. Monaghan, and G. D. Ruxton. 2000. Resource allocation between reproductive phases: the importance of thermal conditions in determining the cost of incubation. *Proc. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci.* 267:37–41.
- Sydeman, W. J., M. García-Reyes, D. S. Schoeman, R. R. Rykaczewski, S. A. Thompson, B. A. Black, et al. 2014. Climate change and wind intensification in coastal upwelling ecosystems. *Science* 345:77–80.
- Symonds, M. E., and A. Moussalli. 2011. A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65:13–21.
- Tulp, I., and H. Schekkerman. 2006. Time allocation between feeding and incubation in uniparental arctic-breeding shorebirds: energy reserves provide leeway in a tight schedule. *J. Avian Biol.* 37:207–218.
- Viera, V., C. le Bohec, S. Côté, and R. Groscolas. 2006. Massive breeding failures following a tsunami in a colonial seabird. *Polar Biol.* 29:713–716.
- Visser, M. E., L. J. M. Holleman, and S. P. Caro. 2009. Temperature has a causal effect on avian timing of reproduction. *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.* 276:2323–2331.
- Weimerskirch, H., S. A. Shaffer, G. Mabile, J. Martin, O. Boutard, and J. L. Rouanet. 2002. Heart rate and energy expenditure of incubating wandering albatrosses: basal levels, natural variation, and the effects of human disturbance. *J. Exp. Biol.* 205:475–483.
- Wilson, A. J., and D. H. Nussey. 2010. What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends Ecol. Evol.* 25:207–214.
- Wolf, B. O., and G. E. Walsberg. 1996. Thermal effects of radiation and wind on a small bird and implications for microsite selection. *Ecology* 77:2228–2236.

## Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

**Appendix S1.** Correlations between microclimatic variables and biometrical measurements.

**Appendix S2.** Complete model selection tables.









## APPENDICE B

### SUPPORTING INFORMATION OF CHAPTER 1

#### B.1 Tableaux

**Tableau B.1** Main components of goodness-of-fit (GOF) tests for the standard time-dependent Cormack-Jolly-Seber model (CJS-model) and the time-dependent model with individual heterogeneity of detection (IDH-model) for Common eider at East Bay (1996-2013), Prins Heinrich (1999-2013) and Grindøya (1985-2013) islands.

Population		Test3.SR: transience		Test2.CT: trap dependence		Total $\chi^2$
		$\chi^2$	$z^2$	$\chi^2$	$z^2$	
East Bay	CJS-model	157.25	56.64	208.29	175.36	647.81
	df	16	1	15	1	151
	p	<b>&lt;0.0001</b>	<b>&lt;0.0001</b>	<b>&lt;0.0001</b>	<b>&lt;0.0001</b>	<b>&lt;0.0001</b>
	c-hat	9.83		14.44		4.29
	IDH-model	100.61		32.93		415.81
	df	15		14		149
	p	<b>&lt;0.001</b>		<b>0.004</b>		<b>&lt;0.001</b>
	c-hat	6.71		2.35		2.79
Prins Heinrich	CJS-model	21.95		11.17		55.78
	df	11		9		41
	p	<b>0.025</b>		0.264		0.062
	c-hat	2.00		1.24		1.36
Grindøya	CJS-model	57.70	2.90	81.41	24.66	276.19
	df	27	1	26	1	169
	p	<b>&lt;0.0001</b>	<b>0.044</b>	<b>&lt;0.0001</b>	<b>&lt;0.0001</b>	<b>&lt;0.0001</b>
	c-hat	2.14		3.13		1.63
	IDH-model	54.80		56.75		248.63
	df	26		25		167
	p	<b>&lt;0.001</b>		<b>&lt;0.001</b>		<b>&lt;0.001</b>
	c-hat	2.11		2.27		1.49

Presented above are the two main components of the CJS-model GOF test: Test3.SR and Test2.CT assessing transience and trap-dependence effects, respectively. For each GOF component of the CJS-model,  $z^2$  is the squared directional statistics, which is asymptotically distributed as  $N(0,1)$ . Total  $\chi^2$  is the overall CJS-model GOF  $\chi^2$ -statistic. For the IDH-model,  $\chi^2$  is the non-directional component in which  $z^2$  was removed from their respective components of the standard GOF (Péron *et al.* 2010). Total  $\chi^2$  is the overall IDH-model GOF  $\chi^2$ -statistics. df is the degree of freedom, p the p-value, c-hat the overdispersion coefficient computed as the ratio between the corresponding  $\chi^2$ -statistic and its degrees of freedom.

**Tableau B.2** Results with two classes of heterogeneity of the first step of the model selection of adult survival ( $\phi$ ) and detection ( $p$ ) probabilities in the Canadian (East Bay 1996-2013) and the Norwegian (Grindøya 1985-2013) and Svalbard (Prins Heinrich 1999-2013) populations of Common eiders. Each parameter can depend on time (t), heterogeneity class (h) and/or transient effect, with interaction (\*), additive (+) or constant (.) effects.  $\hat{c}$  is the overdispersion coefficient.

Canada (East Bay) - $\hat{c} = 2.79$	np	Dev	QAIC	$\Delta$ QAIC
$\phi_{h+t} p_{h+t}$	37	21215.67	7679.34	0.00
$\phi_{h+t} p_{h*t}$	52	21168.20	7692.59	13.25
$\phi_{h*t} p_{h+t}$	52	21170.83	7693.54	14.20
$\phi_t p_{h+t}$	36	21262.70	7694.18	14.84
$\phi_{h*t} p_{h*t}$	67	21124.80	7707.39	28.05
$\phi_h p_{h+t}$	21	21466.43	7737.01	57.67
$\phi. p_{h+t}$	20	21500.10	7747.07	67.73
$\phi_{h+t} p_t$	36	21492.02	7776.35	97.01
$\phi_{h*t} p_h$	37	21496.65	7780.03	100.69
$\phi_{h*t} p_t$	51	21448.86	7791.14	111.80

Svalbard (Prins Heinrich) - $\hat{c} = 1.00$	np	Dev	AICc	$\Delta AICc$
$\varphi_{\text{transient}} p_t$	14	1706.51	1735.02	0.00
$\varphi_{\text{transient} + t} p_t$	26	1682.41	1736.15	1.13
$\varphi^* p_t$	13	1709.78	1736.22	1.20
$\varphi_t p_t$	23	1689.19	1736.56	1.53
$(\varphi_h p_t)$	15	1706.51	1737.10	2.07
$(\varphi_{h+t} p_t)$	27	1682.83	1738.71	3.68
$\varphi_{\text{transient}*t} p_t$	33	1670.18	1738.99	3.97
$(\varphi_{\text{transient} + h} p_t)$	16	1706.51	1739.18	4.15
$\varphi_{\text{transient} + h + t} p_t$	28	1682.41	1740.43	5.40
$(\varphi_{h*t} p_t)$	36	1675.64	1750.99	15.97
Northern Norway (Grindøya) - $\hat{c} = 1.49$	np	Dev	QAICc	$\Delta QAICc$
$\varphi_t p_{h+t}$	58	8333.16	5715.50	0.00
$\varphi_{h+t} p_{h+t}$	59	8332.93	5717.43	1.93
$\varphi_t p_{h*t}$	84	8293.76	5743.54	28.04
$\varphi^* p_{h+t}$	31	8459.87	5744.99	29.49
$\varphi_h p_{h+t}$	32	8458.97	5746.43	30.93
$\varphi_{h*t} p_{h+t}$	85	8313.68	5759.03	43.53
$\varphi_h p_{h*t}$	59	8417.67	5774.34	58.84
$\varphi^* p_{h*t}$	58	8425.12	5777.26	61.77
$\varphi_{h*t} p_{h*t}$	111	8267.01	5783.18	67.68
$\varphi_t p_h$	31	8522.34	5786.95	71.45

In each model selection, only the first ten best models are presented with their number of parameters (np), deviance (Dev), QAIC, QAICc or AICc and the difference between the best model selected (lowest Quasi Akaike Information Criterion, QAIC) and other models ( $\Delta QAIC$ ), or respectively AICc, QAICc and  $\Delta AICc$ ,  $\Delta QAICc$ . The brackets identified models with a majority of non-estimable parameters due to a lack of data.

**Tableau B.3** PTT-wearing female wintering areas, number of recaptures and the probability of being in the heterogeneity class H1 conditional on their history. Probabilities  $> 0.80$  or  $< 0.20$  are in bold.

Wintering area	H1 probability	Number of recaptures
<b>Greenland</b>	<b>0.99</b>	<b>4</b>
<b>Greenland</b>	<b>0.96</b>	<b>4</b>
<b>Greenland</b>	<b>0.91</b>	<b>3</b>
<b>Greenland</b>	<b>0.88</b>	<b>4</b>
<b>Greenland</b>	<b>0.87</b>	<b>1</b>
<b>Greenland</b>	<b>0.87</b>	<b>1</b>
<b>Greenland</b>	<b>0.87</b>	<b>1</b>
<b>Greenland</b>	<b>0.86</b>	<b>1</b>
<b>Greenland</b>	<b>0.86</b>	<b>1</b>
<b>Greenland</b>	<b>0.85</b>	<b>0</b>
<b>Labrador and Newfoundland</b>	<b>0.85</b>	<b>0</b>
<b>Greenland</b>	<b>0.83</b>	<b>1</b>
<b>Tornagt Mountains coasts</b>	<b>0.81</b>	<b>0</b>
Greenland	0.74	0
Greenland	0.74	0
Greenland	0.74	0
Greenland	0.74	0
Newfoundland	0.74	0
Quebec	0.74	0
Quebec	0.72	3
Quebec	0.69	2
Greenland	0.66	0
Greenland	0.66	0
Greenland	0.64	5
Greenland	0.58	2
<b>Greenland</b>	<b>0.10</b>	<b>1</b>

**Tableau B.4** Comparison of demographic rates from Common eider females breeding on East Bay Island depending on their heterogeneity class (H1 or H2).

Variables	Class H1	Class H2	Test	p-value
<b>Survival mean</b>	<b>0.83</b>	<b>0.91</b>	$\chi^2 = 15.09$	<b>0.0001</b>
Survival N	17	17		
Survival SD	0.01	0.02		
<b>Detection mean</b>	<b>0.58</b>	<b>0.24</b>	$\chi^2 = 153.7$	<b>&lt;0.0001</b>
Detection N	17	17		
Detection SD	0.02	0.04		

Survival values come from the model  $\phi(h*NAO)$  (Table 2). N is the sample size; SD is the standard deviation.

**Tableau B.5** Results with three classes of heterogeneity of the first step of the model selection of adult survival ( $\phi$ ) and detection ( $p$ ) probabilities in the Canadian (East Bay 1996-2013) of Common eiders. Each parameter can depend on time ( $t$ ), heterogeneity class ( $h$ ), with interaction (\*), additive (+) or constant (.) effects.  $\hat{c}$  is the over-dispersion coefficient.

Canada (East Bay) - $\hat{c} = 2.79$	np	Dev	QAIC	$\Delta QAIC$
$\phi_{h+t} p_{h+t}$	42	22507.76	8152.06	0.00
$\phi_t p_{h+t}$	40	22566.24	8169.02	16.93
$\phi_{h+t} p_{h*t}$	76	22427.21	8191.20	39.93
$\phi_{h*t} p_{h+t}$	76	22428.29	8191.59	40.32
$\phi_h p_{h+t}$	25	22773.17	8213.17	60.88
$\phi_{h*t} p_{h*t}$	107	22329.03	8218.02	67.87
$\phi. p_{h+t}$	23	22817.50	8225.05	72.75
$\phi_{h+t} p_t$	40	22837.96	8266.39	114.29
$\phi_{h*t} p_h$	59	22771.82	8280.68	128.96
$\phi_{h*t} p_t$	73	22775.12	8309.87	158.51

**Tableau B.6** Structure description and comparison of models with heterogeneity. They incorporate a two-class mixture (two hidden groups) in survival and detection with survival heterogeneity either independent or dependent from heterogeneity in detection.

Independent models					Dependent models																				
Individual states considered	H1D1: migration strategy 1 and detection group 1 H2D1: migration strategy 2 and detection group 1 H1D2: migration strategy 1 and detection group 2 H2D2: migration strategy 2 and detection group 2 Dead					H1: migration strategy 1 and detection group 1 H2: migration strategy 2 and detection group 2 Dead																			
Events	0: not captured/not seen 1: captured/seen alive at the colony					0: not captured/not seen 1: captured/seen alive at the colony																			
Initial state vector	<table><tr><td></td><td>H1D1</td><td>H2D1</td><td>H1D2</td><td>H2D2</td></tr><tr><td></td><td><math>\pi_1</math></td><td><math>\pi_2</math></td><td><math>\pi_3</math></td><td>*</td></tr></table>						H1D1	H2D1	H1D2	H2D2		$\pi_1$	$\pi_2$	$\pi_3$	*	<table><tr><td></td><td>H1</td><td>H2</td></tr><tr><td></td><td><math>\pi</math></td><td>*</td></tr></table>					H1	H2		$\pi$	*
	H1D1	H2D1	H1D2	H2D2																					
	$\pi_1$	$\pi_2$	$\pi_3$	*																					
	H1	H2																							
	$\pi$	*																							
Survival matrix																									
		H1D1	H2D1	H1D2	H2D2	Dead																			
	H1D1	$\varphi 1$	0	0	0	*																			
	H2D1	0	$\varphi 2$	0	0	*																			
	H1D2	0	0	$\varphi 1$	0	*																			
	H2D2	0	0	0	$\varphi 2$	*																			
	Dead	0	0	0	0	*																			
Event matrix																									
			0	1																					
	H1D1		*	p1																					
	H2D1		*	p1																					
	H1D2		*	p2																					
	H2D2		*	p2																					
	Dead		*	0																					
Grindøya $\hat{c}=1.489$ $n/K > 40$	np		Dev	QAIC	np		Dev	QAIC																	
	$\Phi_{(H1D1=H1D2,H2D1=H2D2)+t}$ $p_{(H1D1=H2D1,H1D2=H2D2)+t}$		61	8332.93	5719.08	$\Phi_{s+t}$ $p_{s+t}$	59	8332.93	5715.08																
	$\Phi_{(H1D1=H1D2,H2D1=H2D2)}$ $p_{(H1D1=H2D1,H1D2=H2D2)+t}$		34	8458.97	5749.73	$\Phi_s$ $p_{s+t}$	32	8458.97	5745.73																
East Bay $\hat{c}=2.764$ $n/K > 40$	np		Dev	QAIC	np		Dev	QAIC																	
	$\Phi_{(H1D1=H1D2,H2D1=H2D2)+t}$ $p_{(H1D1=H2D1,H1D2=H2D2)+t}$		39	21152.17	7729.35	$\Phi_{s+t}$ $p_{s+t}$	37	21152.17	7725.36																
	$\Phi_{(H1D1=H1D2,H2D1=H2D2),t}$ $p_{(H1D1=H2D1,H1D2=H2D2)+t}$		55	21103.37	7743.70	$\Phi_{s,t}$ $p_{s+t}$	52	21103.37	7737.70																

At a given occasion, an individual can either be captured/seen (coded 1) or not captured/not seen (coded 0). The life history thus contains successive “0s” and “1s”. We defined the initial state vector, the transition matrix (survival) and the event matrix following Pradel (2005). In independent models, birds with the same migration strategy (H1 or H2) shared the same survival ( $\phi$ ) but may belong to detection group D1 or D2 with detection probabilities  $p_1$  and  $p_2$ , respectively. In dependent models, birds with the same migration strategy (H1 or H2) share both the same survival ( $\phi$ ) and detection probabilities ( $p$ ). “\*” means the complement to 1 of the probabilities on the same row.

## B.2 Practical implementation in the E-SURGE program of multi-event models with dependent heterogeneity in survival and detection probabilities

The multi-event framework (Pradel 2005) distinguishes the events, coded in the capture histories, from the states that are not directly observed. When studying heterogeneity without individual data, several states can be considered while there are only two events (whether the individual is ‘seen’ (code 1) or ‘not seen’ (code 0); Table S4 in Appendix S1).

Here we present how to implement multi-event models with hidden heterogeneity in the E-SURGE program, using the best model selected for the East Bay population as an example (model  $\phi_{h+t} p_{h+t}$ ; Table S2 in Appendix S1), i.e. with heterogeneity in survival probabilities dependent on heterogeneity in detection probabilities (structure of Dependant model in Table S4 in Appendix S1). The specifics of this model can be adapted (hidden heterogeneity in any estimated parameters) and applied to other datasets with other biological constraints than the ones we used in this study. We intend this to be used as a template for other studies. E-SURGE and its manual can be downloaded at:

<http://www.cefe.cnrs.fr/fr/ressources/logiciels/34-french/recherche/bc/bbp/264-logiciels>.



E-SURGE can read data in a no-frill MARK, BIOMECO or alternatively in HEADED format (see the E-SURGE manual for description). We used the HEADED format in our study to deal with the dead recoveries from the avian cholera at East Bay (“right censoring” implementation explained in section 5.3 of the E-SURGE manual).

The individual states considered are:

**H1**, migration strategy 1 and detection group 1

**H2**, migration strategy 2 and detection group 2

**D**, dead

The possible events are:

**0**, not recaptured

**1**, captured or recaptured

The symbols for parameters are:

$\phi$ , survival probability

**p**, detection probability

The conventions in E-SURGE are that each row corresponds to a multinomial, a “-” represents an impossibility and hence a probability of 0, the “\*” means the complement to 1 of the probabilities on the same row.

Initial State probabilities

<i>H1</i>	<i>H2</i>
$\pi$	*

Transition probabilities, step 1: Survival

	<i>H1</i>	<i>H2</i>	<i>D</i>
<i>H1</i>	$\varphi$	-	*
<i>H2</i>	-	$\varphi$	*
<i>D</i>	-	-	*

Event probabilities:

	<i>0</i>	<i>1</i>
<i>H1</i>	*	P
<i>H2</i>	*	P
<i>D</i>	*	-

**Detailed example of fitting the model  $\phi_{h+t} p_{h+t}$  (East Bay; Table S2 in Appendix S1) with program E-SURGE**

After loading the data into program E-SURGE, the number of states was changed to 3 and the number of age-classes was changed to 2 (2 age-classes are needed to account for the presence of transients in the Prins Heinrich data set, see Pradel et al. 1997).

**DATA STATUS**

# of groups :1  
# of clusters :0  
# of individual cov. :0

# of states :2  
# of events :2  
# of age classes :17  
# of occasions :18

**DATA INPUT FILE**

File name =>S:\Documents\Sauvegarde\Documents\Mes fichiers\Etudes\5P...  
fichiers\Etudes\5PhD\Data\EastBay\CMR\CMR...  
NoHeld\_HEADED\_sansCov.txt  
File type :Headed

**Advanced Numerical Options**

Non-linear solver  
Quasi-Newton  
Initial Values  
Constant  
Convergence  
Stop(after 1 cycle)

Analytical gradient  
for the model rank

**COMPUTE A MODEL**

Gepat Gemaco IVFV RUN

No model

**Output**

Model	# Id...	Devian...	QAIC	C	
1	Dep6	37	21305.0...	7780.64...	77
2	Dep2	52	21256.5...	7793.09...	77
3	Dep10	52	21258.2...	7793.72...	77
4	Dep7	36	21353.4...	7796.16...	77
5	Dep1	67	21210.2...	7806.36...	78
6	NAO12_03_S_De...	23	21461.8...	7809.37...	78
7	NAO12_03_S_De...	23	21492.4...	7820.45...	78
8	NAO12_03_S_De...	21	21519.4...	7826.22...	78
9	Dep8	21	21550.7...	7837.53...	78
10	NAO12_03_S_De...	22	21550.5...	7839.463	78
11	NAO12_03_S_De...	21	21565.9...	7843.04...	78
12	Dep9	20	21586.0...	7848.28...	78
13	NAO12_03_S_De...	21	21585.3...	7850.03...	78

Selected Model Results (.out) Model List (Excel)

Selected Model Results (.xls) Retrieve model

*After this, enter the GEPAT interface to specify the patterns as we have seen above:  
first the initial state probabilities,*

The screenshot shows the 'Gepat interface' window with the 'Parameters' tab selected. The window has a title bar with standard Windows controls. The main area contains several sections:

- Pre-defined Patterns:** A vertical stack of buttons on the left: 'Diagonal Mat...', 'Empty Matrix', and 'Full Matrix'.
- Initial State:** A large, empty rectangular box.
- Number of steps:** A text box containing the value '1'.
- Current step & Label:** A section with navigation buttons '<<' and '>>', a text box containing '1', and a text box containing 'IS'.
- Matrix Pattern:** A large rectangular box containing a small table:

	1	2
1	p	*
- Options:** A section on the right with two text boxes: '# of Rows' containing '1' and '# of Columns' containing '2', followed by an 'Update Now' button.
- EXIT:** A large button at the bottom center of the window.

*then the transitions (only one step for survival in our case)*

Gepat interface

Pre-defined Patterns Parameters Input-Output for patterns

Diagonal Mat...  
Empty Matrix  
Full Matrix

Transition

Number of steps 1

Current step & Label << 1 Surv >>

Matrix Pattern

	1	2	3
1	y	-	*
2	-	y	*
3	-	-	*

Options

# of Rows 3

# of Columns 3

Update Now

EXIT

*and eventually the events.*

Gepat interface

Pre-defined Patterns Parameters Input-Output for patterns

Diagonal Mat...  
Empty Matrix  
Full Matrix

Event

Number of steps 1

Current step & Label << 1 E >>

Matrix Pattern

	1	2
1	*	b
2	*	b
3	*	-

Options

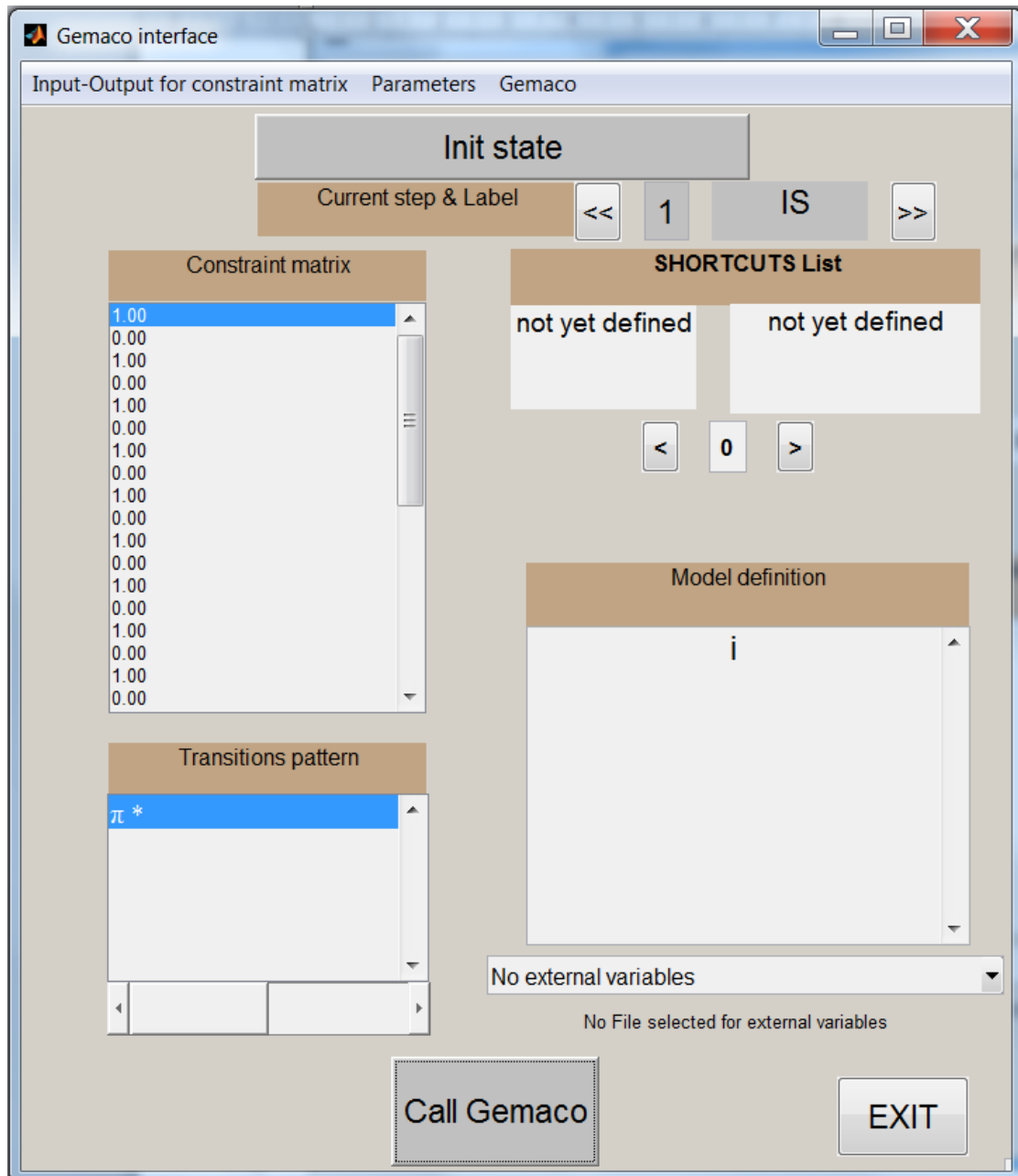
# of Rows 3

# of Columns 2

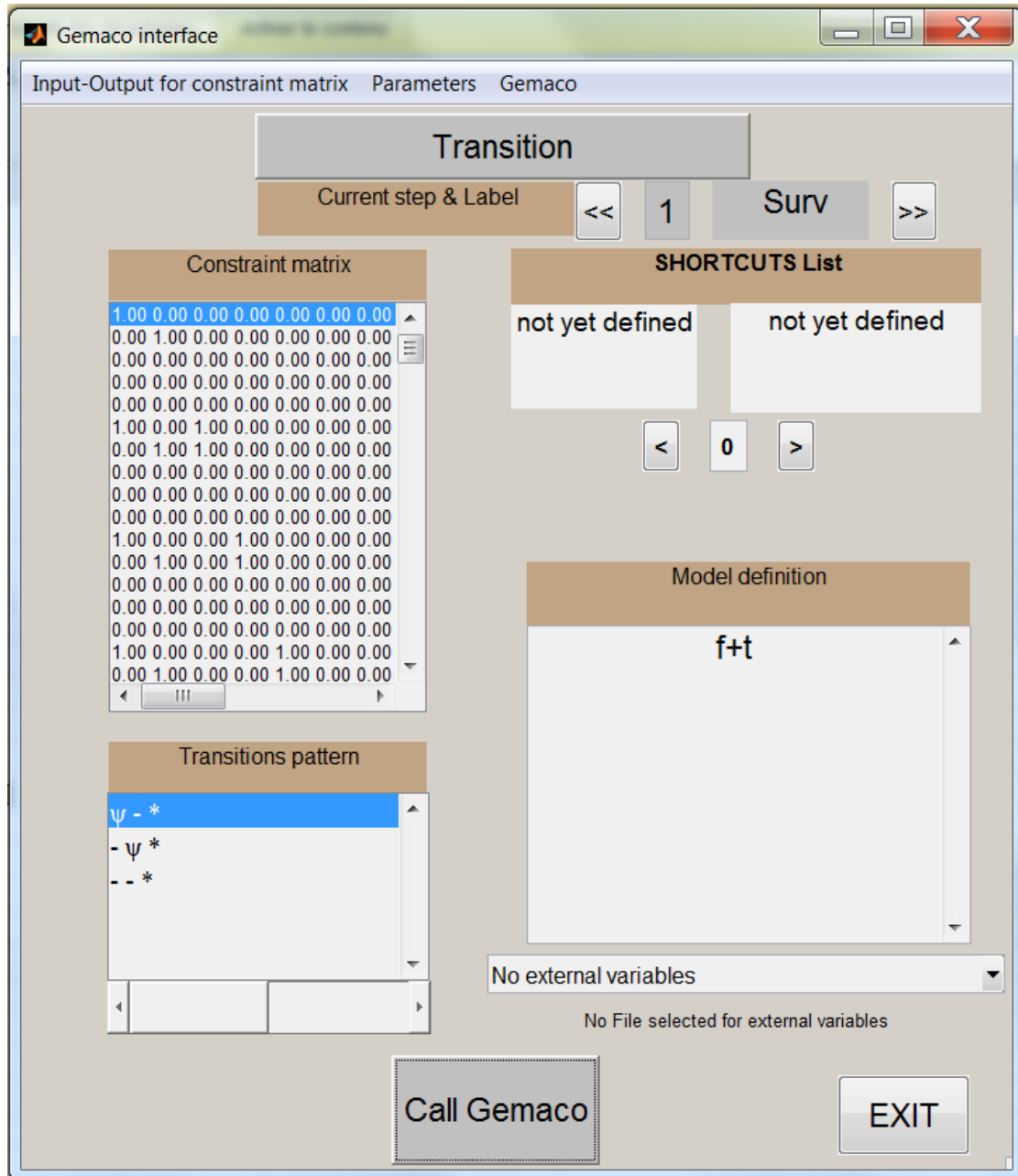
Update Now

EXIT

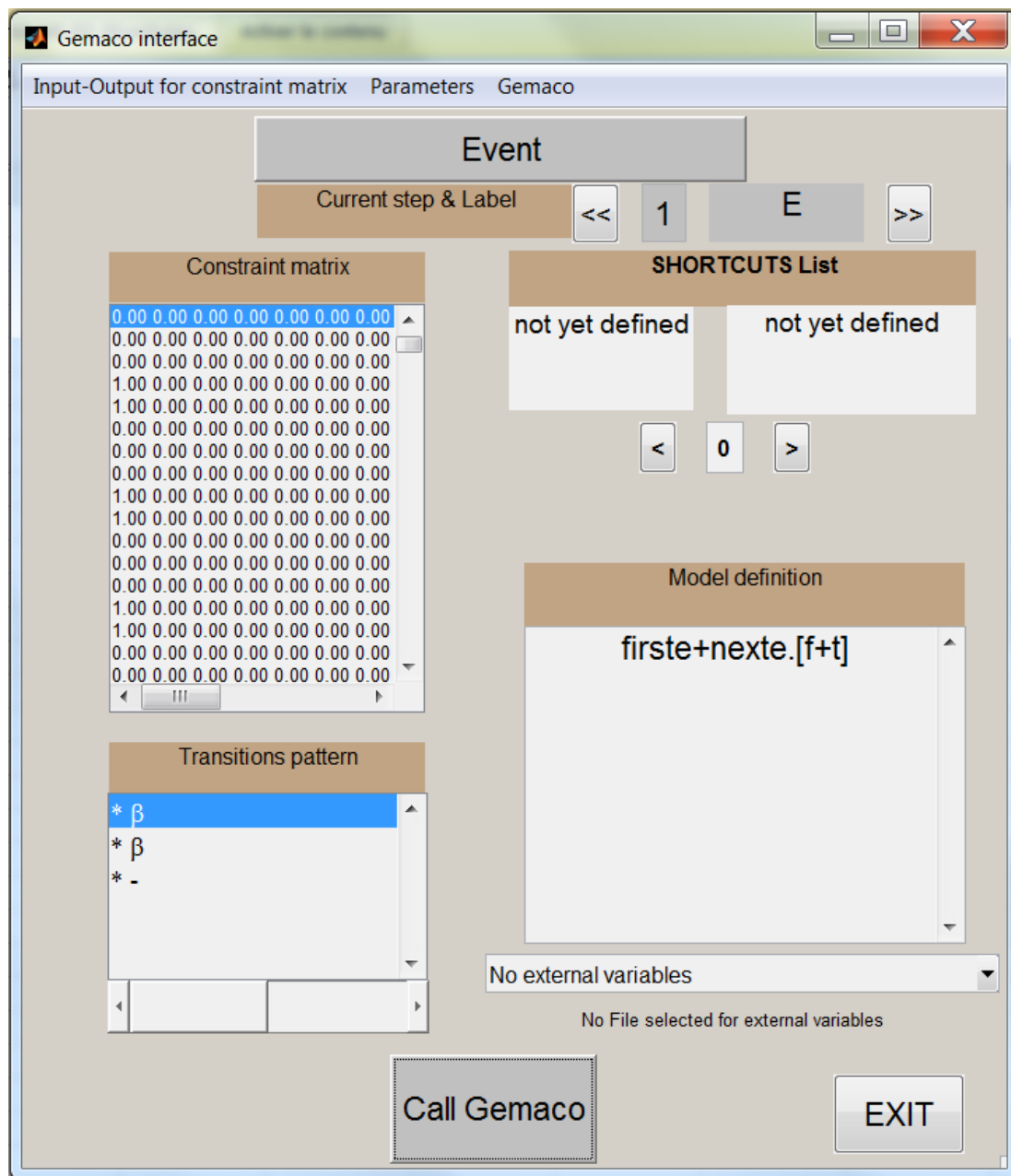
After that, click *EXIT* and, back on the main window, click *GEMACO* to enter the *GEMACO* interface where effects are specified on each type of parameter in turn. For the initial state probability, enter 'i' to estimate the initial probability to belong to the heterogeneity group 1.



The only transitions step corresponds to survival probabilities, which in this model depend on the class of heterogeneity status and on time, the two effects being additive: phrase 'f+t'. ('f' short for 'from' means that there is a row effect, which here is the class of heterogeneity status effect).







After that, click *EXIT* and, back on the main window, *IVFV* to enter the *IVFV* interface to fix some parameter values. The first encounter parameter (event probabilities) is the probability of encounter at the time of first observation. It must be set to 1. All other initial values may be kept as their defaults.

**Initial Value or Fixed Value for beta (IVFV).**

FILE Selected Beta Value Space

Event [0,1]

Coordinates beta values are with nonzero elements of the constraint matrix with  
 F=Departure  
 To=Arrival  
 T=Time  
 A=Age  
 G=Group  
 S=Step

	F	To	T	A	G	S	Fixed Value ?	Initial Value of Beta
Beta #1	1	2	1	1	1	1	<input checked="" type="checkbox"/>	1
Beta #2	1	2	2	2	1	1	<input type="checkbox"/>	0.5
Beta #3	2	2	2	2	1	1	<input type="checkbox"/>	0.5
Beta #4	1	2	2	2	1	1	<input type="checkbox"/>	7.3552e-16
Beta #5	1	2	3	2	1	1	<input type="checkbox"/>	6.5226e-16
Beta #6	1	2	4	2	1	1	<input type="checkbox"/>	5.8287e-16
Beta #7	1	2	5	2	1	1	<input type="checkbox"/>	5.8287e-16
Beta #8	1	2	6	2	1	1	<input type="checkbox"/>	5.8287e-16
Beta #9	1	2	7	2	1	1	<input type="checkbox"/>	5.8287e-16
Beta #10	1	2	8	2	1	1	<input type="checkbox"/>	5.8287e-16

<< Previous EXIT Next >> Last >|

After clicking *EXIT*, back in the main windows you can run the model by clicking *RUN*







## APPENDICE C

### SUPPORTING INFORMATION OF CHAPTER 2

#### C.1 Tableau

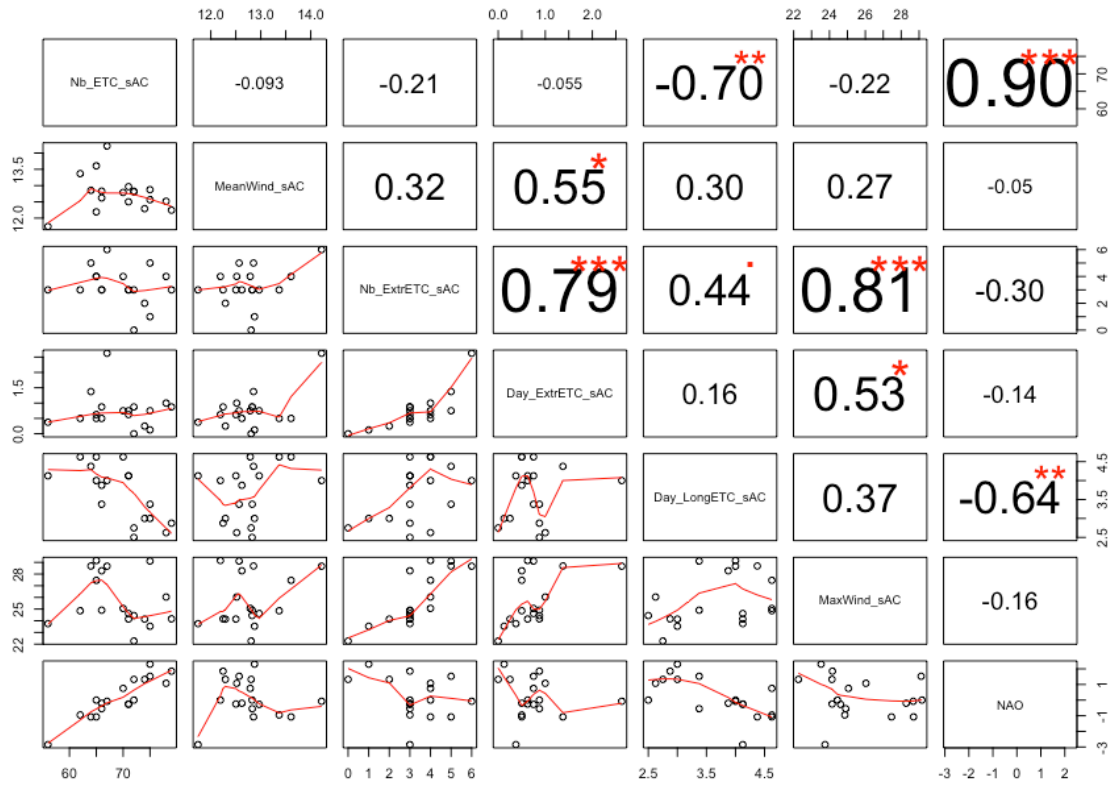
**Tableau C.1** Main components of goodness-of-fit (GOF) tests for the standard time-dependent Cormack-Jolly-Seber model (CJS-model) and the time-dependent model with individual heterogeneity of detection (IDH-model) for Common Eider at Grindøya (1985-2014), East Bay (1996-2014) and Prins Heinrich (1999-2014) islands.

Population		Test3.SR: transience		Test2.CT: trap dependence		Total $\chi^2$
		$\chi^2$	$z^2$	$\chi^2$	$z^2$	
East Bay	CJS-model	169.95	47.48	228.60	198.23	701.75
	df	17	1	16	1	165
	p	<b>&lt;0.0001</b>	<b>&lt;0.0001</b>	<b>&lt;0.0001</b>	<b>&lt;0.0001</b>	<b>&lt;0.0001</b>
	c-hat	10.00		14.29		4.25
	IDH-model	122.47		30.37		456.04
	df	16		15		163
	p	<b>&lt;0.001</b>		<b>0.011</b>		<b>&lt;0.001</b>
	c-hat	7.65		2.02		2.80
Prins Heinrich	CJS-model	20.24		12.50		66.98
	df	12		10		49
	p	0.063		0.253		<b>0.045</b>
	c-hat	1.69		1.25		1.37
Grindøya	CJS-model	58.17	3.18	81.63	24.14	280.91
	df	28	1	27	1	176
	p	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.037</b>	<b>&lt;0.0001</b>	<b>&lt;0.0001</b>	<b>&lt;0.0001</b>
	c-hat	2.08		3.02		1.63
	IDH-model	54.99		57.49		253.59
	df	27		26		174
	p	<b>0.001</b>		<b>&lt;0.001</b>		<b>&lt;0.001</b>
	c-hat	2.11		2.27		1.46

Here are presented the two main components of the CJS-model GOF test: Test3.SR and Test2.CT assessing respectively transience and trap-dependence effects. For each GOF component of the CJS-model,  $z^2$  is the squared directional statistics, which is asymptotically distributed as  $N(0,1)$ . Total  $\chi^2$  is the overall CJS-model GOF  $\chi^2$ -statistics. For the IDH-model,  $\chi^2$  is the non-directional component where  $z^2$  was removed from their respective components of the standard GOF (Péron *et al.* 2010). Total  $\chi^2$  is the overall IDH-model GOF  $\chi^2$ -statistics. df is the degree of freedom, p the p-value, c-hat the overdispersion coefficient computed as the ratio between the corresponding  $\chi^2$ -statistic and its degree of freedom.

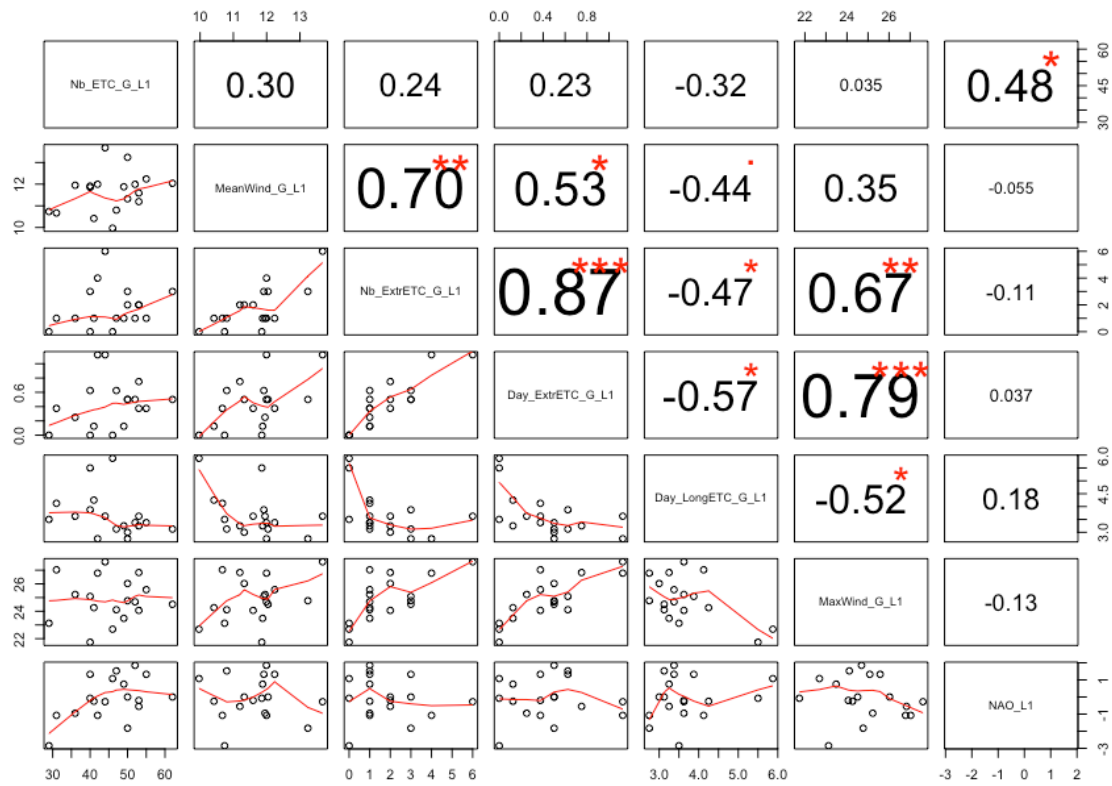
## C.2 Correlations entre les variables de cyclones extra-tropicaux

In this supporting information file, winter was defined from December to March. We considered six variables to describe winter ETC activity, considering both mean and extreme climatologic measures: the number of all ETC (Nb\_ETC), their mean wind speed (MeanWind), the number of extreme ETC (Nb\_ExtRETC), i.e. their wind speed is above the 95<sup>th</sup> percentile threshold of the local wind speed distribution, the number of days of extreme ETC (Day\_ExtRETC), the number of days of the longest ETC (Day\_LongETC) and the wind speed of the strongest (in terms of wind speed) extreme ETC (MaxWind). The correlations between these variables and the winter North Atlantic Oscillation (NAO) with or without time lags are shown for each studied population.

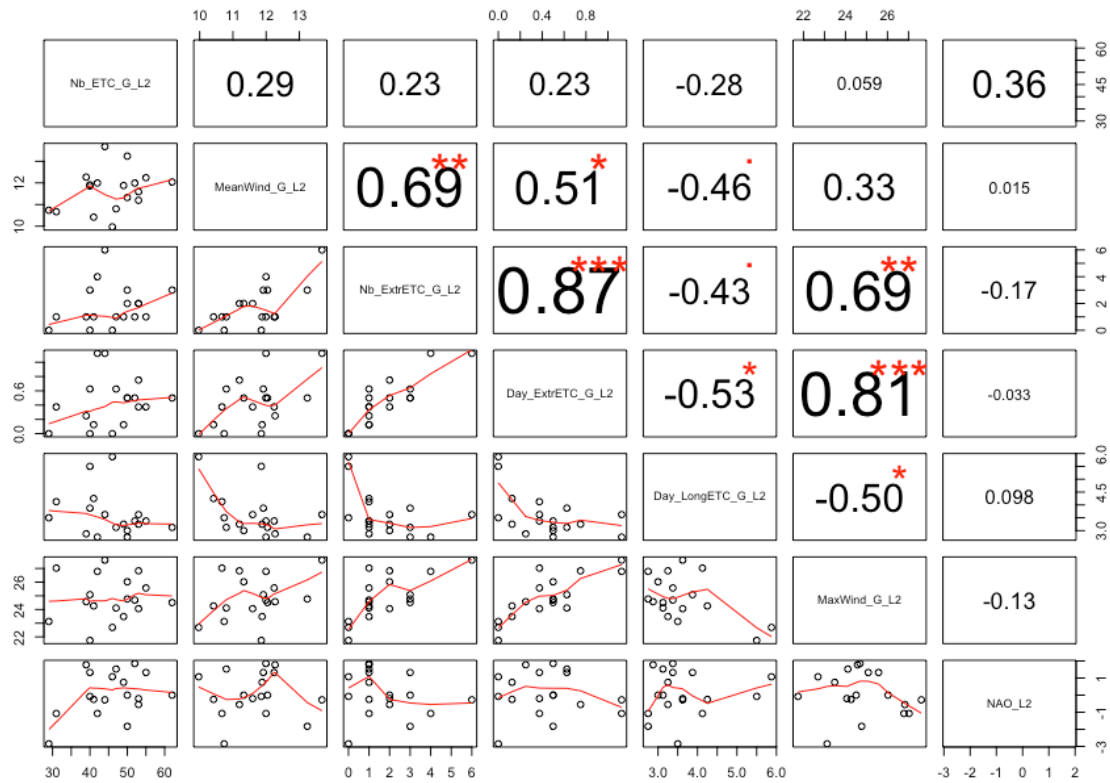


**Figure C.1** Correlations between winter North Atlantic Oscillation (NAO) and local winter ETC-related variables in southern Atlantic Canada (sAC), one of the wintering areas of eiders breeding in the Canadian Arctic (East Bay: EB; 1996-2014).

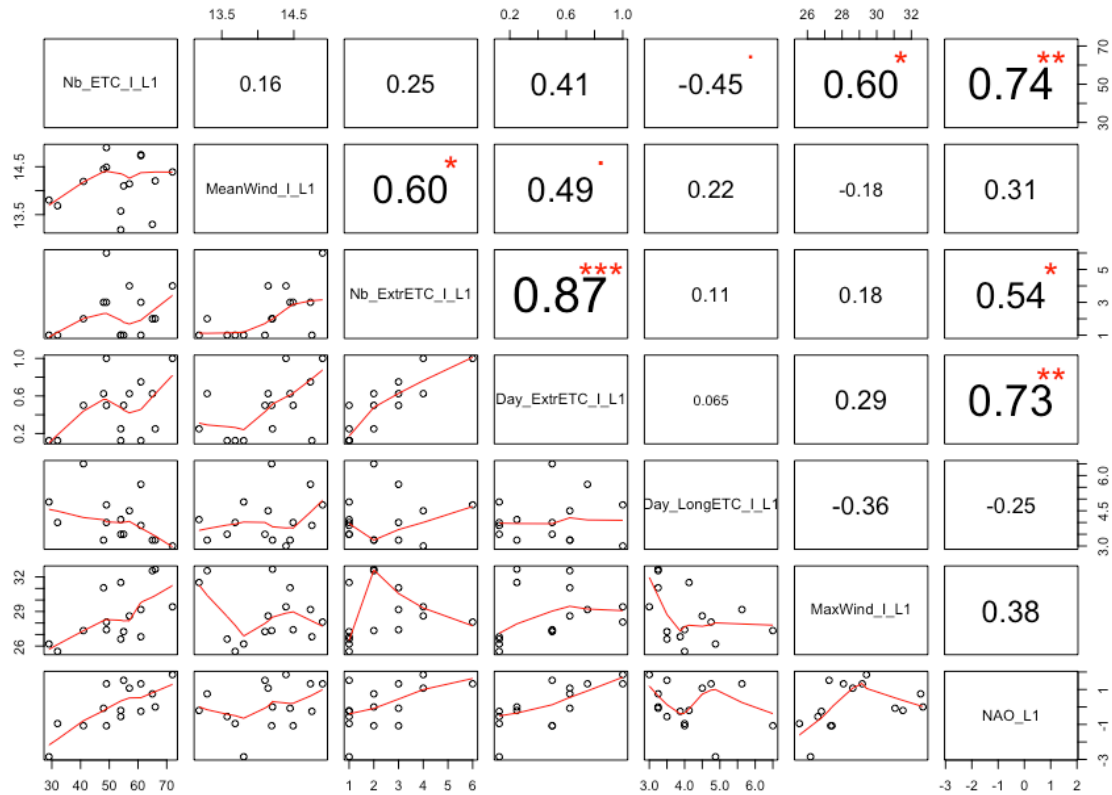




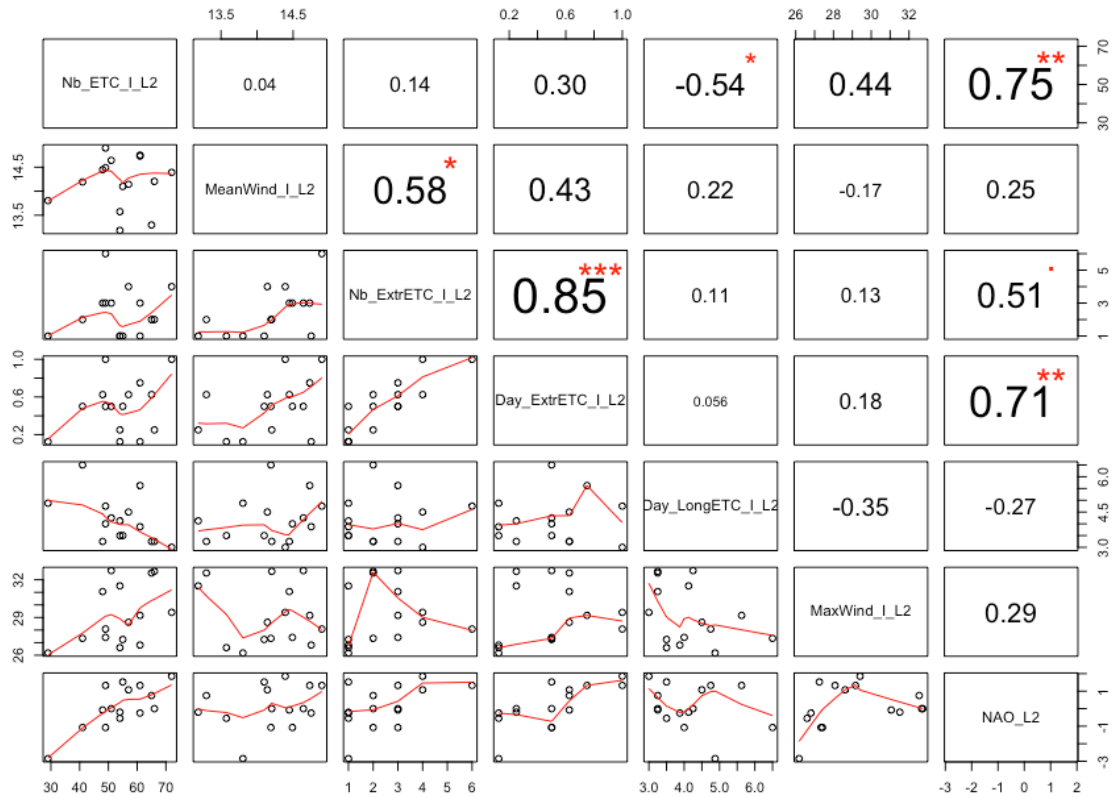
**Figure C.2** Correlations between one-year lagged (L1) winter North Atlantic Oscillation (NAO) and local winter ETC-related variables in Greenland (G), one of the wintering areas of eiders breeding in the Canadian Arctic (East Bay: EB; 1996-2014).



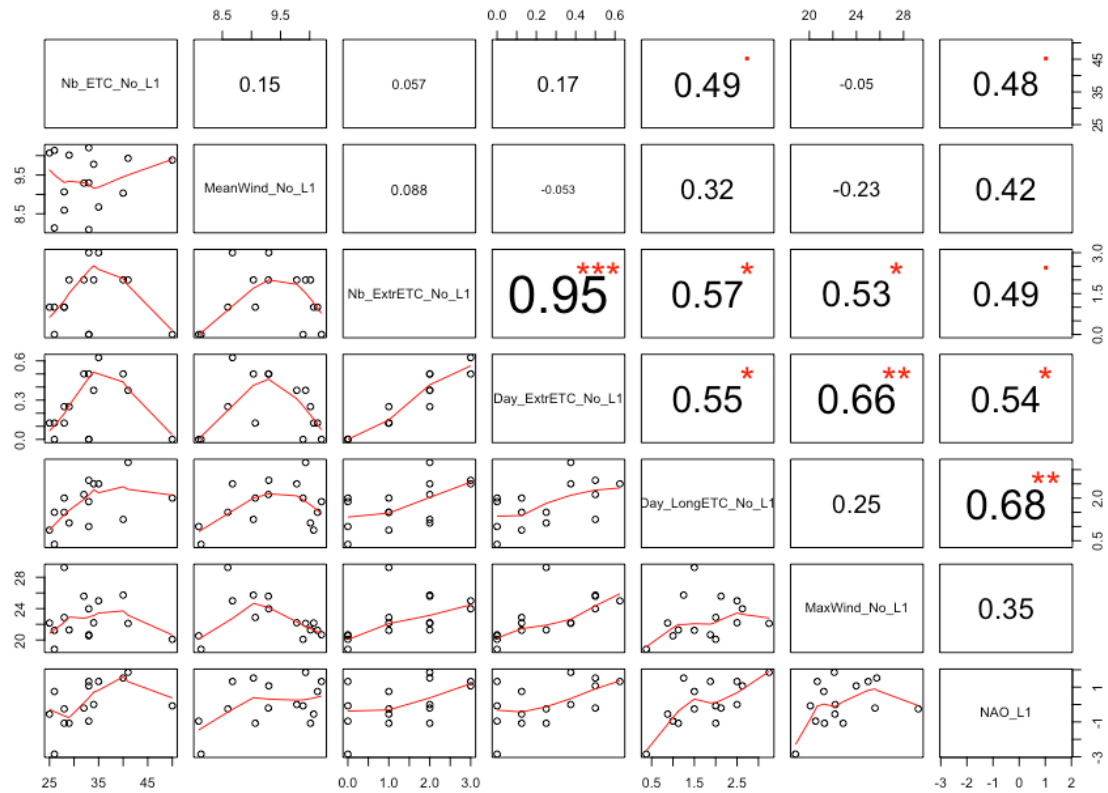
**Figure C.3** Correlations between two-years lagged (L2) winter North Atlantic Oscillation (NAO) and local winter ETC-related variables in Greenland (G), one of the wintering areas of eiders breeding in the Canadian Arctic (East Bay: EB; 1996-2014).



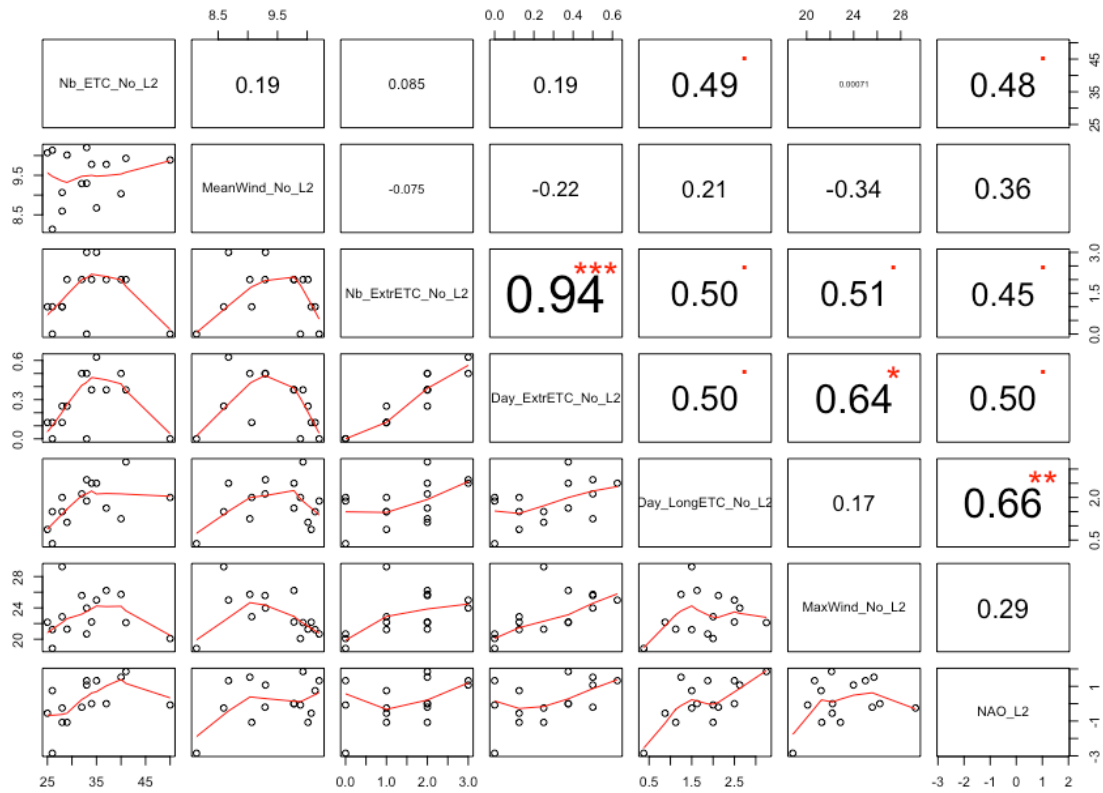
**Figure C.4** Correlations between one-year lagged (L1) winter North Atlantic Oscillation (NAO) and local winter ETC-related variables in Iceland (I), one of the wintering areas of eiders breeding in Svalbard (Prins Heinrich: PH; 1999-2014).



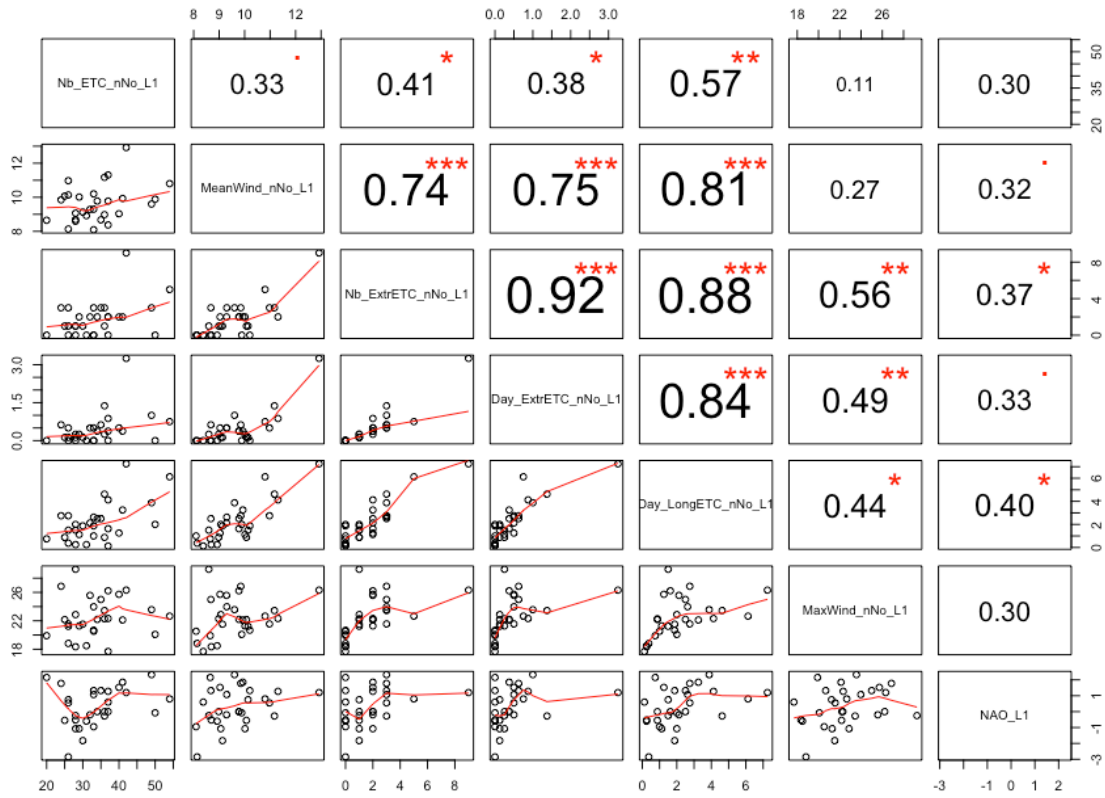
**Figure C.5** Correlations between two-years lagged (L2) winter North Atlantic Oscillation (NAO) and local winter ETC-related variables in Iceland (I), one of the wintering areas of eiders breeding in Svalbard (Prins Heinrich: PH; 1999-2014).



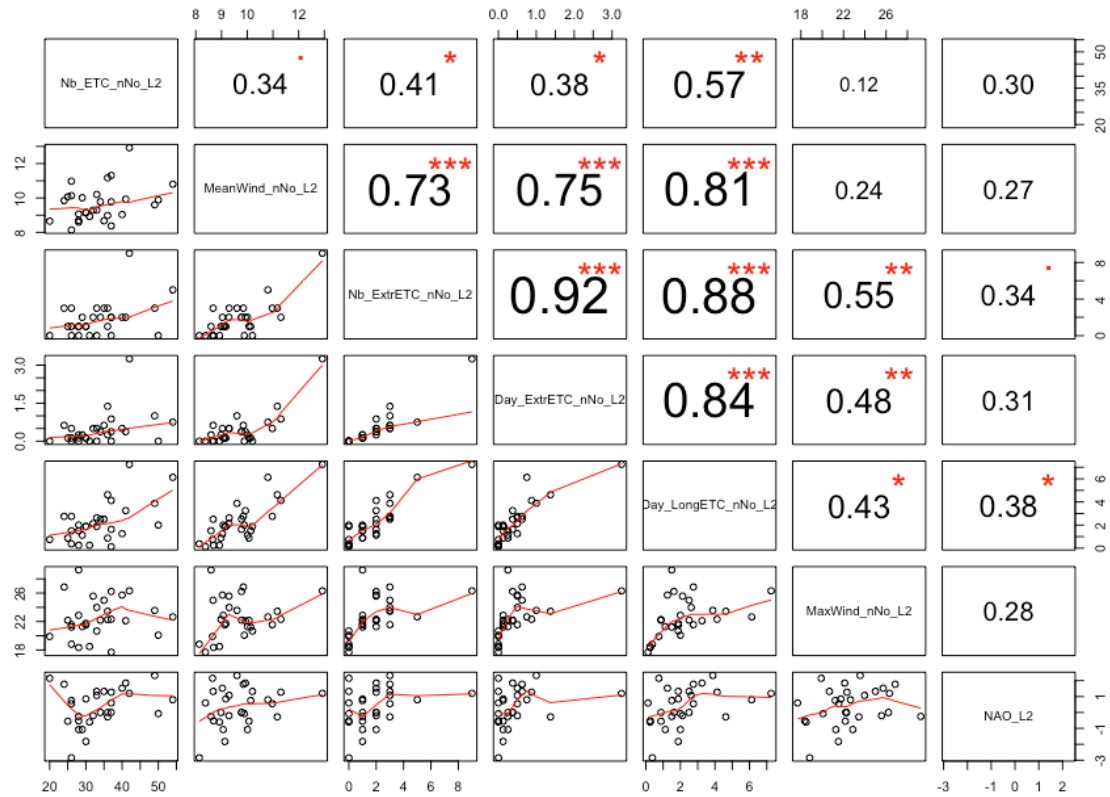
**Figure C.6** Correlations between one-year lagged (L1) winter North Atlantic Oscillation (NAO) and local winter ETC-related variables Norway (No), one of the wintering areas of eiders breeding in Svalbard (Prins Heinrich: PH; 1999-2014).



**Figure C.7** Correlations between two-years lagged (L2) winter North Atlantic Oscillation (NAO) and local winter ETC-related variables Norway (No), one of the wintering areas of eiders breeding in Svalbard (Prins Heinrich: PH; 1999-2014).



**Figure C.8** Correlations between one-year lagged (L1) winter North Atlantic Oscillation (NAO) and local winter ETC-related variables in Northern Norway (Nno), wintering area of eiders resident in Northern Norway (Grindøya: G; 1985-2014).



**Figure C.9** Correlations between two-years lagged (L2) winter North Atlantic Oscillation (NAO) and local winter ETC-related variables in Northern Norway (Nno), wintering area of eiders resident in Northern Norway (Grindøya: G; 1985-2014).









## APPENDICE D

### SUPPORTING INFORMATION OF CHAPTER 3

D.3 Codes R et application numérique du calcul de la matrice de variance-covariance : cas simple de la méthode « delta » sans covariable

**# Calculus of the Variance-Covariance (VC) matrix of the detection probabilities when two groups of individuals have their detection that varies additively over time (same fluctuations = same slope but different intercepts)**

```
chat = 2.7977
```

```
ng = 2 # number of groups
```

```
ndet = 18 # number of detection probabilities estimates (phi)
```

```
nbeta = 19 # number of mathematical parameters (beta): 2 intercepts + 17 slopes
```

```
# phi
```

```
Detg1 <- c(0.156505309, 0.343047365, 0.38485418, 0.52739088, 0.530656174,  
0.5422177, 0.588742988, 0.745390237, 0.680060389, 0.807269525, 0.634700607,  
0.802827246, 0.648882071, 0.683156365, 0.842680523, 0.703207538, 0.530401574,  
0.470902761)
```

```
Detg2 <- c(0.038470958, 0.10120554, 0.118872345, 0.19395957, 0.196016677,  
0.203447728, 0.235882801, 0.386990182, 0.314296579, 0.474573801, 0.272550363,  
0.467521247, 0.284952059, 0.317379229, 0.535975675, 0.338152423, 0.195855633,  
0.161017324)
```

```
Det <- matrix(c(Detg1, Detg2), nrow = ng*ndet, ncol = 1)
```

```
# V(beta), output of E-SURGE program for example
```

```
V <- matrix(data = as.vector(  

```

```
c(0.00916577, 0.00850761, -0.00804306, -0.00752143, -0.00753773, -0.00745502, -  
0.00731577, -0.00753423, -0.00746278, -0.00719301, -0.00732672, -0.00733366, -  
0.00764903, -0.00665536, -0.00671559, -0.00665988, -0.00636802, -0.00645392, -  
0.00633567,
```

0.00850761, 0.01263034, -0.00799677, -0.00698986, -0.00722968, -0.00748673, -  
0.00741464, -0.00750999, -0.00749609, -0.00755966, -0.0074723, -0.00809074, -  
0.00839775, -0.0069332, -0.006686, -0.00660369, -0.00653067, -0.00648815, -  
0.00623839,  
-0.00804306, -0.00799677, 0.04998764, 0.00937277, 0.00861916, 0.00833186,  
0.00813958, 0.00797928, 0.00798143, 0.00795091, 0.00790936, 0.00771645,  
0.00769756, 0.00756656, 0.00754174, 0.007373, 0.00679069, 0.00667255,  
0.00637005,  
-0.00752143, -0.00698986, 0.00937277, 0.02845866, 0.00949682, 0.00900968,  
0.00875523, 0.0083854, 0.00838673, 0.00835955, 0.00823974, 0.00781433,  
0.00758071, 0.00802533, 0.00793377, 0.00771527, 0.00695766, 0.00677216,  
0.00641483,  
-0.00753773, -0.00722968, 0.00861916, 0.00949682, 0.02184246, 0.0091526,  
0.00878695, 0.00836099, 0.00832694, 0.00827047, 0.00815014, 0.00781181,  
0.0076257, 0.00788168, 0.00777366, 0.00755872, 0.006872, 0.00670983,  
0.00638344,  
-0.00745502, -0.00748673, 0.00833186, 0.00900968, 0.0091526, 0.01935916,  
0.00912303, 0.0085368, 0.00844704, 0.0083535, 0.0081873, 0.00787094,  
0.00765688, 0.00790784, 0.00772346, 0.00750802, 0.00685567, 0.00669543,  
0.00637375,  
-0.00731577, -0.00741464, 0.00813958, 0.00875523, 0.00878695, 0.00912303,  
0.01899545, 0.00881788, 0.00862233, 0.0084882, 0.00827562, 0.00794083,  
0.00767247, 0.00799446, 0.00774974, 0.0075212, 0.00685008, 0.00668794,  
0.00635851,  
-0.00753423, -0.00750999, 0.00797928, 0.0083854, 0.00836099, 0.0085368,  
0.00881788, 0.01604255, 0.00869987, 0.00845463, 0.00824049, 0.00788926,  
0.00764693, 0.00787794, 0.00759465, 0.00738964, 0.0067729, 0.00664758,  
0.00635615,  
-0.00746278, -0.00749609, 0.00798143, 0.00838673, 0.00832694, 0.00844704,  
0.00862233, 0.00869987, 0.01544631, 0.0087269, 0.0084319, 0.00807173,  
0.00777843, 0.00805202, 0.00773214, 0.00749949, 0.0068418, 0.00669602,  
0.00638488,  
-0.00719301, -0.00755966, 0.00795091, 0.00835955, 0.00827047, 0.0083535,  
0.0084882, 0.00845463, 0.0087269, 0.0144571, 0.00873096, 0.00839878, 0.008009,  
0.00826997, 0.00790545, 0.00762463, 0.00691501, 0.00671902, 0.00636949,  
-0.00732672, -0.0074723, 0.00790936, 0.00823974, 0.00815014, 0.0081873,  
0.00827562, 0.00824049, 0.0084319, 0.00873096, 0.01342809, 0.00848937,  
0.00808584, 0.00819683, 0.00783868, 0.00756647, 0.00686907, 0.00669379,  
0.00636676,

```

-0.00733366, -0.00809074, 0.00771645, 0.00781433, 0.00781181, 0.00787094,
0.00794083, 0.00788926, 0.00807173, 0.00839878, 0.00848937, 0.01351392,
0.00867017, 0.00814758, 0.00772268, 0.00742435, 0.00681844, 0.00663592,
0.00632658,

-0.00764903, -0.00839775, 0.00769756, 0.00758071, 0.0076257, 0.00765688,
0.00767247, 0.00764693, 0.00777843, 0.008009, 0.00808584, 0.00867017,
0.01460622, 0.0081859, 0.00765791, 0.00732843, 0.00676244, 0.0066091,
0.00633276,

-0.00665536, -0.0069332, 0.00756656, 0.00802533, 0.00788168, 0.00790784,
0.00799446, 0.00787794, 0.00805202, 0.00826997, 0.00819683, 0.00814758,
0.0081859, 0.0180338, 0.00867584, 0.00810564, 0.00729859, 0.00686017,
0.0064078,

-0.00671559, -0.006686, 0.00754174, 0.00793377, 0.00777366, 0.00772346,
0.00774974, 0.00759465, 0.00773214, 0.00790545, 0.00783868, 0.00772268,
0.00765791, 0.00867584, 0.01586713, 0.00825803, 0.007372, 0.00686858,
0.00639571,

-0.00665988, -0.00660369, 0.007373, 0.00771527, 0.00755872, 0.00750802,
0.0075212, 0.00738964, 0.00749949, 0.00762463, 0.00756647, 0.00742435,
0.00732843, 0.00810564, 0.00825803, 0.01449771, 0.00762598, 0.0069754,
0.0064511,

-0.00636802, -0.00653067, 0.00679069, 0.00695766, 0.006872, 0.00685567,
0.00685008, 0.0067729, 0.0068418, 0.00691501, 0.00686907, 0.00681844,
0.00676244, 0.00729859, 0.007372, 0.00762598, 0.01499854, 0.00721217,
0.00654214,

-0.00645392, -0.00648815, 0.00667255, 0.00677216, 0.00670983, 0.00669543,
0.00668794, 0.00664758, 0.00669602, 0.00671902, 0.00669379, 0.00663592,
0.0066091, 0.00686017, 0.00686858, 0.0069754, 0.00721217, 0.01250975,
0.00657551,

-0.00633567, -0.00623839, 0.00637005, 0.00641483, 0.00638344, 0.00637375,
0.00635851, 0.00635615, 0.00638488, 0.00636949, 0.00636676, 0.00632658,
0.00633276, 0.0064078, 0.00639571, 0.0064511, 0.00654214, 0.00657551,
0.01246283)),

```

```
nrow = nbeta, ncol = nbeta)
```

```
Vhat <- chat*V
```

### # Delta-method

```
ddetdl <- diag(x = 1, nrow = ng*ndet, ncol = ng*ndet)
```

```

diag(ddetdl) <- Det*(1-Det)
dldt <- matrix(data = NA, nrow = ng*ndet, ncol = nbeta)
dldt[1:ndet, 1] <- dldt[(ndet+1):nrow(dldt), 2] <- 1
dldt[(ndet+1):nrow(dldt), 1] <- dldt[1:ndet, 2] <- 0
dldt[1:(ndet-1), 3:ncol(dldt)] <- dldt[(ndet+1):(nrow(dldt)-1), 3:ncol(dldt)] <- diag(x
= 1, nrow = ndet-1, ncol = ndet-1)
dldt[c(ndet, nrow(dldt)), 3:ncol(dldt)] <- 0
VC_Det <- ddetdl %*% dldt %*% Vhat %*% t(dldt) %*% t(ddetdl)

```

D.4 Codes R et application numérique du calcul de la matrice de variance-covariance : modèle avec covariable intégrée

**# Calculus of the Variance-Covariance (VC) matrix of the survival probabilities when two groups of individuals respond differently to the covariate (different slopes and different intercepts)**

```

chat = 2.7977
ng = 2 # number of groups
nphi = 18 # number of detection probabilities estimates (phi)
nbeta = 4 # number of mathematical parameters (beta): 2 intercepts + 2 slopes
# phi
Phig1 <- c(0.857149581, 0.822761893, 0.838444731, 0.841699574, 0.809000606,
0.804797715, 0.851951148, 0.832578348, 0.838219201, 0.817823839, 0.817508388,
0.791477527, 0.84675031, 0.819004818, 0.824990612, 0.842879627, 0.843609743,
0.83220645)
Phig2 <- c(0.999189609, 0.448557758, 0.999910495, 0.997189287, 0.982976583,
0.997491609, 0.974782105, 0.982729058, 0.997899791, 0.99942841, 0.999592771,
0.435693506, 0.978557636, 0.998721328, 0.999622016, 0.999263477, 0.998515296,
0.99393283)
Phi <- matrix(c(Phig1, Phig2), nrow = ng*nphi, ncol = 1)

```

**# Covariates**

```

Covariable_std_g1 <- c(1.6687, -0.42726, 0.48358, 0.68144, -1.1757, -1.396, 1.3271,
0.13494, 0.46999, -0.70085, -0.71813, -2.0714, 0.99512, -0.63595, -0.30182,
0.75399, 0.7991, 0.11317)

```

```
Covariable_std_g2 <- c(-0.64028, 2.182, -1.4896, -0.16024, 0.53939, -0.20421,
0.69405, 0.54505, -0.27281, -0.7749, -0.90562, 2.2021, 0.63006, -0.46435, -0.93435,
-0.67714, -0.4067, 0.13754)
```

#### # V(beta), output of E-SURGE program for example

```
V <- matrix(data = as.vector(c(0.00233033, 0.00117994, -0.00634829, 0.00242886,
0.00117994, 0.00336449, -0.00520143, 0.00329463,
-0.00634829, -0.00520143, 3.37479491, -1.5835368,
0.00242886, 0.00329463, -1.5835368, 0.74649236)),
nrow = nbeta, ncol = nbeta)
```

```
colnames(V) <- c("Int1", "Int2", "slope1", "slope2")
```

```
rownames(V) <- c("Int1", "Int2", "slope1", "slope2")
```

```
Vhat <- chat*V
```

#### # Delta-method

```
dldt <- matrix(data = NA, nrow = ng*nphi, ncol = nbeta)
```

```
dldt[1:nphi, 1] <- dldt[(nphi+1):nrow(dldt), 2] <- 1
```

```
dldt[(nphi+1):nrow(dldt), 1] <- dldt[1:nphi, 2] <- dldt[(nphi+1):nrow(dldt), 3] <-
dldt[1:nphi, 4] <- 0
```

```
dldt[1:nphi, 3] <- Covariable_std_g1
```

```
dldt[(nphi+1):nrow(dldt), 4] <- Covariable_std_g2
```

```
colnames(dldt) <- rownames(V)
```

```
rownames(dldt) <- c(replicate(nphi, "lambda1"), replicate(nphi, "lambda2"))
```

```
dphidl <- diag(x = 1, nrow = ng*nphi, ncol = ng*nphi)
```

```
diag(dphidl) <- Phi*(1-Phi)
```

```
CovariancePhi <- dphidl %*% dldt %*% Vhat %*% t(dldt) %*% t(dphidl)
```

D.5 Codes R et application numérique de l'analyse *a posteriori* sur l'effet d'une covariable (ici O.A.N) ne pouvant pas être intégrée directement dans le modèle

```
setwd("/DataFolderPath")
```

```
Data <- read.table("data.txt", header = TRUE, sep = "\t")
```

```
# Phi
```



```
Surv_T <- Data$Surv_Dep7b
```

```
> Surv_T
```

```
0.561398677, 0.858702778, 0.822175076, 0.945130319, 0.805865776, 0.945226712,
0.903874639, 0.907223951, 0.917489868, 0.870604593, 0.736151159, 0.724927406,
0.857116459, 0.913545644, 0.874627792, 0.883854379, 0.590559577
```

```
logit_Surv_T <- log(Surv_T/(1-Surv_T))
```

**# V(beta), output of E-SURGE program for example**

```
VarCovar <- as.matrix(read.table("VarCovar_Dep7b.txt",header = FALSE,sep="\t"))
```

```
> VarCovar
```

```
0.03277776, -0.03003784, -0.0002609, -0.00049475, -0.00013475, -0.00002733, -
0.00007915, 0.00004187, 0.0000176, -0.00000609, -0.00002198, 0.0000153, -
0.00000027, -0.00000146, 0.00000075, -0.00010442, -0.00068242
```

```
-0.03003784, 0.15572065, -0.0392226, 0.00033556, -0.00055549, -0.00033709, -
0.00023034, -0.00003242, -0.00008593, 0.00004182, -0.00002637, 0.00000617,
0.00010606, 0.00017942, 0.00008584, 0.00012378, 0.00063286
```

```
-0.0002609, -0.0392226, 0.06015644, -0.06172518, -0.00088867, -0.00042096, -
0.00025518, -0.00004506, -0.00001772, -0.00003247, -0.00005037, 0.00000837,
0.00000185, 0.00008488, 0.00003857, -0.00010467, -0.00102232
```

```
-0.00049475, 0.00033556, -0.06172518, 0.45142988, -0.05757589, -0.00162087, -
0.001317, -0.00033389, -0.00058502, 0.0001213, -0.0000377, 0.00004817,
0.00017417, 0.00053968, 0.00021864, 0.00144965, 0.0057748
```

```
-0.00013475, -0.00055549, -0.00088867, -0.05757589, 0.03347465, -0.02021628, -
0.00028825, -0.00006599, -0.00005016, -0.00001331, -0.00004153, -0.00001883,
0.00000529, -0.0000249, -0.00002464, -0.00031932, -0.0012207
```

```
-0.00002733, -0.00033709, -0.00042096, -0.00162087, -0.02021628, 0.20127968, -
0.05249095, -0.00087075, -0.00084804, -0.00010966, -0.0003395, -0.00002149,
0.00000135, 0.00038232, 0.00012586, -0.0001047, -0.00113408
```

```
-0.00007915, -0.00023034, -0.00025518, -0.001317, -0.00028825, -0.05249095,
0.06552686, -0.01747777, -0.00052342, -0.00007964, -0.00017769, -0.00005307,
0.00000676, 0.00009256, 0.00007407, 0.00008309, 0.00037826
```

0.00004187, -0.00003242, -0.00004506, -0.00033389, -0.00006599, -0.00087075, -  
0.01747777, 0.04280635, -0.01325, -0.00023019, -0.00044507, -0.00009071,  
0.00001125, 0.0000523, 0.0000456, -0.00048968, -0.00229834

0.0000176, -0.00008593, -0.00001772, -0.00058502, -0.00005016, -0.00084804, -  
0.00052342, -0.01325, 0.05624751, -0.01327525, -0.00084831, -0.0002367, -  
0.0001446, 0.00003357, -0.00005402, -0.00016192, -0.00091935

-0.00000609, 0.00004182, -0.00003247, 0.0001213, -0.00001331, -0.00010966, -  
0.00007964, -0.00023019, -0.01327525, 0.02800169, -0.00795164, -0.00034048, -  
0.00020777, -0.00004668, -0.00001083, -0.00025341, 0.00054991

-0.00002198, -0.00002637, -0.00005037, -0.0000377, -0.00004153, -0.0003395, -  
0.00017769, -0.00044507, -0.00084831, -0.00795164, 0.01675241, -0.00408331, -  
0.00022584, -0.00007442, 0.00000076, 0.00017252, 0.00037084

0.0000153, 0.00000617, 0.00000837, 0.00004817, -0.00001883, -0.00002149, -  
0.00005307, -0.00009071, -0.0002367, -0.00034048, -0.00408331, 0.01057359, -  
0.00315318, -0.00018534, -0.0000528, -0.00018889, -0.00062402

-0.00000027, 0.00010606, 0.00000185, 0.00017417, 0.00000529, 0.00000135,  
0.00000676, 0.00001125, -0.0001446, -0.00020777, -0.00022584, -0.00315318,  
0.02916509, -0.01299294, -0.00007425, 0.00061927, 0.00194904

-0.00000146, 0.00017942, 0.00008488, 0.00053968, -0.0000249, 0.00038232,  
0.00009256, 0.0000523, 0.00003357, -0.00004668, -0.00007442, -0.00018534, -  
0.01299294, 0.06887281, -0.01446845, 0.00330538, 0.00688972

0.00000075, 0.00008584, 0.00003857, 0.00021864, -0.00002464, 0.00012586,  
0.00007407, 0.0000456, -0.00005402, -0.00001083, 0.00000076, -0.0000528, -  
0.00007425, -0.01446845, 0.03417557, -0.00433058, 0.00665054

-0.00010442, 0.00012378, -0.00010467, 0.00144965, -0.00031932, -0.0001047,  
0.00008309, -0.00048968, -0.00016192, -0.00025341, 0.00017252, -0.00018889,  
0.00061927, 0.00330538, -0.00433058, 0.12976118, 0.02875866

-0.00068242, 0.00063286, -0.00102232, 0.0057748, -0.0012207, -0.00113408,  
0.00037826, -0.00229834, -0.00091935, 0.00054991, 0.00037084, -0.00062402,  
0.00194904, 0.00688972, 0.00665054, 0.02875866, 0.19244565

**# covariate**

NAO <- c(-0.275,0,1.325,1.325,-1.075,-0.25,-0.075,-0.2,0,-0.55,1.525,1.075,0.75,-  
2.85,-1.075,1.85,-0.95)

**# Matrix managing of singular variances and covariances**

```
KI<-0.00001*diag(1:length(NAO))
```

```
cVarCovar <- VarCovar+KI
```

**# GLS analysis**

```
library(MASS)
```

```
model <- lm.gls(logit_Surv_T~NAO, Data, cVarCovar, inverse = TRUE)
```

**# Comparison model\_cov vs. model\_GLS**

```
logit_Surv_GLS <- fitted(model)
```

```
Surv_GLS <- 1/(1+exp(-logit_Surv_GLS))
```

```
Surv_COV <- Data$Surv_NAO12_03_S_Dep_1b # phi constraint with the covariate
```

```
> Surv_COV
```

```
0.878550378, 0.866621464, 0.794799875, 0.794799875, 0.908137751, 0.877505142,  
0.869969859, 0.875391444, 0.866621464, 0.889548523, 0.781772394, 0.810262704,  
0.829006437, 0.951849952, 0.908137751, 0.759350596, 0.903984814
```

```
plot(Surv_COV, Surv_GLS)
```

```
cor.test(Surv_COV, Surv_GLS)
```

**# PLOT**

```
plot(NAO, Surv_T)
```

```
lines(NAO, Surv_GLS)
```

```
plot(NAO, Surv_GLS, type="p")
```

```
lines(NAO, Surv_COV, type="p", add=T)
```





## RÉFÉRENCES

- Acevedo, J., Garthe, S. & González, A. First sighting of a live hourglass dolphin (*Lagenorhynchus cruciger*) in inland waters of southern Chile. *Polar Biology*, 1-4.
- Afton, A.D. & Paulus, S.L. (1992) Incubation and brood care. *Ecology and management of breeding waterfowl. University of Minnesota Press, Minneapolis*, 62-108.
- Aitken, A.C. (1936) IV.—On Least Squares and Linear Combination of Observations. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, **55**, 42-48.
- Alheit, J. & Hagen, E. (1997) Long-term climate forcing of European herring and sardine populations. *Fisheries Oceanography*, **6**, 130-139.
- Alves, J.A., Gunnarsson, T.G., Hayhow, D.B., Appleton, G.F., Potts, P.M., Sutherland, W.J. & Gill, J.A. (2013) Costs, benefits, and fitness consequences of different migratory strategies. *Ecology*, **94**, 11-17.
- Ambaum, M.H., Hoskins, B.J. & Stephenson, D.B. (2001) Arctic oscillation or North Atlantic oscillation? *Journal of Climate*, **14**, 3495-3507.
- Anderson, L.R. & Ager, J.W. (1978) Analysis of variance in small group research. *Personality and Social Psychology Bulletin*, **4**, 341-345.
- Anisimov, O., Fitzharris, B., Hagen, J., Jefferies, R., Marchant, H., Nelson, F., Prowse, T., Vaughan, D., Borzenkova, I. & Forbes, D. (2001) Polar regions(Arctic and Antarctic). *Climate Change 2001: Impacts, Adaptation, and Vulnerability*, **811**.
- Anker-Nilssen, T., Bakken, V., Strøm, H., Golovkin, A.N., Bianki, V.V. & Tatarinkova, I.P. (2000) *The status of marine birds breeding in the Barents Sea region*.

- Baillie, S.R. & Milne, D.H. (1982) The influence of female age on breeding in the eider *Somateria mollissima*. *Bird Study*, **29**, 55-66.
- Bansal, S., Grenfell, B.T. & Meyers, L.A. (2007) When individual behaviour matters: homogeneous and network models in epidemiology. *Journal of the Royal Society Interface*, **4**, 879-891.
- Barbraud, C. (2010) Forçage environnemental et prédateurs marins endothermes de l'Océan Austral: effets des changements climatiques récents et des pêcheries industrielles sur les populations. Université Paul Sabatier-Toulouse III.
- Barbraud, C. & Weimerskirch, H. (2001) Emperor penguins and climate change. *Nature*, **411**, 183-186.
- Barbraud, C., Weimerskirch, H., Guinet, C. & Jouventin, P. (2000) Effect of sea-ice extent on adult survival of an Antarctic top predator: the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Oecologia*, **125**, 483-488.
- Beckerman, A., Benton, T.G., Ranta, E., Kaitala, V. & Lundberg, P. (2002) Population dynamic consequences of delayed life-history effects. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 263-269.
- Bédard, J., Nadeau, A., Giroux, J. & Savard, J. (2008) Eiderdown: Characteristics and harvesting procedures. *Société Dutvetnor Ltée and Canadian Wildlife Service, Environment Canada, Quebec Region*.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (1996) *Ecology: individuals, populations, and communities*. Wiley-Blackwell.
- Bengtsson, L., Hodges, K.I. & Keenlyside, N. (2009) Will extratropical storms intensify in a warmer climate? *Journal of Climate*, **22**, 2276-2301.
- Benton, T.G., Plaistow, S.J. & Coulson, T.N. (2006) Complex population dynamics and complex causation: devils, details and demography. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **273**, 1173-1181.
- Berge, J., Johnsen, G., Nilsen, F., Gulliksen, B. & Slagstad, D. (2005) Ocean temperature oscillations enable reappearance of blue mussels *Mytilus edulis* in Svalbard after a 1000 year absence.

- BirdLife International. 2016. *Somateria mollissima*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T22680405A92861620. Downloaded on **13 February 2017**. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T22680405A92861620.en>.
- Blem, C. (1990) Avian energy storage. *Current ornithology*, **7**, 59-113.
- Boano, G., Brichetti, P. & Foschi, U. (2010) ‘La Niña’-driven Atlantic storms affect winter survival of Mediterranean Cory's Shearwaters. *Italian Journal of Zoology*, **77**, 460-468.
- Bolnick, D.I., Svanbäck, R., Fordyce, J.A., Yang, L.H., Davis, J.M., Hulsey, C.D. & Forister, M.L. (2003) The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, **161**, 1-28.
- Bowman, T.D., Silverman, E.D., Gilliland, S.G. & Leirness, J.B. (2015) Status and trends of North American sea ducks: reinforcing the need for better monitoring. *Ecology and Conservation of North American Sea Ducks*, pp. 1-28. CRC Press.
- Boyce, M.S., Haridas, C.V., Lee, C.T. & Group, N.S.D.W. (2006) Demography in an increasingly variable world. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 141-148.
- Braby, C.E. & Somero, G.N. (2006) Following the heart: temperature and salinity effects on heart rate in native and invasive species of blue mussels (genus *Mytilus*). *Journal of Experimental biology*, **209**, 2554-2566.
- Brenko, M.H. & Calabrese, A. (1969) The combined effects of salinity and temperature on larvae of the mussel *Mytilus edulis*. *Marine Biology*, **4**, 224-226.
- Breton, A.R., Diamond, A.W. & Kress, S.W. (2006) Encounter, survival, and movement probabilities from an Atlantic Puffin (*Fratercula arctica*) metapopulation. *Ecological Monographs*, **76**, 133-149.
- Brownie, C., Hines, J., Nichols, J., Pollock, K. & Hestbeck, J. (1993) Capture-recapture studies for multiple strata including non-Markovian transitions. *Biometrics*, 1173-1187.



- Bunce, A., Ward, S. & Norman, F. (2005) Are age-related variations in breeding performance greatest when food availability is limited? *Journal of zoology*, **266**, 163-169.
- Burnham, K.P. (1987) *Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture*. American Fisheries Society.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer Verlag.
- Bustnes, J. & Erikstad, K. (1993) Site fidelity in breeding common eider somateria-mollissima females. *Ornis Fennica*, **70**, 11-16.
- Bustnes, J.O. & Erikstad, K.E. (1990) Size selection of common mussels, *Mytilus edulis*, by common eiders, *Somateria mollissima*: energy maximization or shell weight minimization? *Canadian Journal of Zoology*, **68**, 2280-2283.
- Bustnes, J.O. & LØNNE, O.J. (1997) Habitat partitioning among sympatric wintering common eiders *Somateria mollissima* and king eiders *Somateria spectabilis*. *Ibis*, **139**, 549-554.
- Buttler, E. (2009) Avian cholera among arctic breeding common eiders *Somateria mollissima*: temporal dynamics and the role of handling stress in reproduction and survival. *Masters Abstracts International*.
- Calenge, C. (2006) The package “adehabitat” for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological modelling*, **197**, 516-519.
- Cam, E., Link, W. A., Cooch, E. G., Monnat, J. Y. & Danchin, E. (2002). Individual covariation in life-history traits: seeing the trees despite the forest. *The American Naturalist*, **159**, 96-105.
- Camphuysen, C., Berrevoets, C., Cremers, H., Dekinga, A., Dekker, R., Ens, B., Van der Have, T., Kats, R., Kuiken, T. & Leopold, M. (2002) Mass mortality of common eiders (*Somateria mollissima*) in the Dutch Wadden Sea, winter 1999/2000: starvation in a commercially exploited wetland of international importance. *Biological Conservation*, **106**, 303-317.

- Carboneras, C., Christie, D. & Kirwan, G. (2014) Common Eider (*Somateria mollissima*). del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, DA and de Juana, E.(eds.).
- Carrington, E. (2002a) The ecomechanics of mussel attachment: from molecules to ecosystems. *Integrative and comparative biology*, **42**, 846-852.
- Carrington, E. (2002b) Seasonal variation in the attachment strength of blue mussels: causes and consequences. *Limnology and Oceanography*, **47**, 1723-1733.
- Carrington, E., Moeser, G.M., Dimond, J., Mello, J.J. & Boller, M.L. (2009) Seasonal disturbance to mussel beds: field test of a mechanistic model predicting wave dislodgment. *Limnol. Oceanogr*, **54**, 978-986.
- Cassou, C. & Guilyardi, É. (2007) Modes de variabilité et changement climatique: Synthèse du quatrième rapport d'évaluation du Giec.
- Caswell, H. (2001) *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Catto, J. (2016) Objective identification of warm seclusion cyclones and their distribution. *EGU General Assembly Conference Abstracts*, pp. 10530.
- Chambers, L.E., Devney, C.A., Congdon, B.C., Dunlop, N., Woehler, E.J. & Dann, P. (2011) Observed and predicted effects of climate on Australian seabirds. *Emu*, **111**, 235-251.
- Chastel, O., Weimerskirch, H. & Jouventin, P. (1993) High annual variability in reproductive success and survival of an Antarctic seabird, the snow petrel *Pagodroma nivea*. *Oecologia*, **94**, 278-285.
- Choquet, R., Lebreton, J.D., Gimenez, O., Reboulet, A.M. & Pradel, R. (2009) U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating Capture-REcapture data. *Ecography*, **32**, 1071-1074.
- Choquet, R. & Nogue, E. (2011) E-SURGE 1.8 User's Manual. C.E.F.E, Montpellier, France. Technical report.

- Choquet, R., Rouan, L. & Pradel, R. (2009) Program E-SURGE: a software application for fitting multievent models. *Modeling demographic processes in marked populations*, 845-865.
- Clobert, J. & Lebreton, J. (1991) Estimation of demographic parameters in bird populations. *Bird population studies: Relevance to conservation and management*, 75-104.
- Cooch, E. & White, G. (2016) Program MARK, 16th edn, A gentle introduction. Colorado State University, Fort Collins.
- Cormack, R. (1964) Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika*, **51**, 429-438.
- Cottam, C. (1939) Food habits of North American ducks. *Technical Bulletin*, **643**, 1-129.
- Coulson, T., Catchpole, E., Albon, S., Morgan, B., Pemberton, J., Clutton-Brock, T., Crawley, M. & Grenfell, B. (2001) Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. *Science*, **292**, 1528-1531.
- D'Alba, L., Monaghan, P. & Nager, R.G. (2010) Advances in laying date and increasing population size suggest positive responses to climate change in Common Eiders *Somateria mollissima* in Iceland. *Ibis*, **152**, 19-28.
- Dee, D., Balmaseda, M., Balsamo, G., Engelen, R., Simmons, A. & Thépaut, J.-N. (2014) Toward a consistent reanalysis of the climate system. *Bulletin of the American Meteorological Society*, **95**, 1235-1248.
- Dehnhard, N., Ludynia, K., Poisbleau, M., Demongin, L. & Quillfeldt, P. (2013) Good days, bad days: wind as a driver of foraging success in a flightless seabird, the southern rockhopper penguin. *PloS one*, **8**, e79487.
- Descamps, S., Gilchrist, H.G., Bêty, J., Buttler, E.I. & Forbes, M.R. (2009) Costs of reproduction in a long-lived bird: large clutch size is associated with low survival in the presence of a highly virulent disease. *Biology Letters*, **5**, 278-281.

- Descamps, S., Jenouvrier, S., Gilchrist, H.G. & Forbes, M.R. (2012a) Avian cholera, a threat to the viability of an arctic seabird colony? *PloS one*, **7**, e29659.
- Descamps, S., Jenouvrier, S., Gilchrist, H.G. & Forbes, M.R. (2012b) Avian Cholera, a Threat to the Viability of an Arctic Seabird Colony? *PloS one*, **7**.
- Descamps, S., Tarroux, A., Lorentsen, S.H., Love, O.P., Varpe, Ø. & Yoccoz, N.G. (2015a) Large-scale oceanographic fluctuations drive Antarctic petrel survival and reproduction. *Ecography*.
- Descamps, S., Tarroux, A., Varpe, Ø., Yoccoz, N.G., Tveraa, T. & Lorentsen, S.H. (2015b) Demographic effects of extreme weather events: snow storms, breeding success, and population growth rate in a long-lived Antarctic seabird. *Ecology and evolution*, **5**, 314-325.
- Descamps, S., Yoccoz, N.G., Gaillard, J.M., Gilchrist, H.G., Erikstad, K.E., Hanssen, S.A., Cazelles, B., Forbes, M.R. & Bety, J. (2010) Detecting population heterogeneity in effects of North Atlantic Oscillations on seabird body condition: get into the rhythm. *Oikos*, **119**, 1526-1536.
- Dorfman, R. (1938) A note on the delta-method for finding variance formulae. *The Biometric Bulletin*, **1**, 92.
- Drake, J.M. (2005) Population effects of increased climate variation. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **272**, 1823-1827.
- Dunham, A.E., Erhart, E.M. & Wright, P.C. (2011) Global climate cycles and cyclones: consequences for rainfall patterns and lemur reproduction in southeastern Madagascar. *Global Change Biology*, **17**, 219-227.
- Easterling, M.R., Ellner, S.P. & Dixon, P.M. (2000) Size-specific sensitivity: applying a new structured population model. *Ecology*, **81**, 694-708.
- Ebeling, A., Laur, D. & Rowley, R. (1985) Severe storm disturbances and reversal of community structure in a southern California kelp forest. *Marine Biology*, **84**, 287-294.
- Eriksson, M.O. (1985) Prey detectability for fish-eating birds in relation to fish density and water transparency. *Ornis Scandinavica*, 1-7.

- Fast, P.L.F., Fast, M., Mosbech, A., Sonne, C., Gilchrist, H.G. & Descamps, S. (2011) Effects of Implanted Satellite Transmitters on Behavior and Survival of Female Common Eiders. *Journal of Wildlife Management*, **75**, 1553-1557.
- Fernandes-Taylor, S., Hyun, J.K., Reeder, R.N. & Harris, A.H. (2011) Common statistical and research design problems in manuscripts submitted to high-impact medical journals. *BMC research notes*, **4**, 304.
- Fernández-Chacón, A., Genovart, M., Pradel, R., Tavecchia, G., Bertolero, A., Piccardo, J., Forero, M.G., Afán, I., Muntaner, J. & Oro, D. (2013) When to stay, when to disperse and where to go: survival and dispersal patterns in a spatially structured seabird population. *Ecography*, **36**, 1117-1126.
- Finney, S.K., Wanless, S. & Harris, M.P. (1999) The effect of weather conditions on the feeding behaviour of a diving bird, the Common Guillemot *Uria aalge*. *Journal of Avian Biology*, 23-30.
- Forslund, P. & Pärt, T. (1995) Age and reproduction in birds—hypotheses and tests. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 374-378.
- Frederiksen, M., Daunt, F., Harris, M.P. & Wanless, S. (2008) The demographic impact of extreme events: stochastic weather drives survival and population dynamics in a long-lived seabird. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 1020-1029.
- Frederiksen, M., Harris, M. & Wanless, S. (2005) Inter-population variation in demographic parameters: a neglected subject? *Oikos*, **111**, 209-214.
- Fretwell, S.D. (1972) *Populations in a seasonal environment*. Princeton Univ Pr.
- Frimer, O. (1994) The behaviour of moulting King Eiders *Somateria spectabilis*. *Wildfowl*, **45**, 176-187.
- Fromentin, J.M. & Planque, B. (1996) Calanus and environment in the eastern North Atlantic. 2. Role of the North Atlantic Oscillation on *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus*. *Marine Ecology Progress Series*, **134**, 11-118.

- Fujii, M. & Yamanaka, Y. (2008) Effects of storms on primary productivity and air-sea CO<sub>2</sub> exchange in the subarctic western North Pacific: a modeling study. *Biogeosciences*, **5**, 1189-1197.
- Gabrielsen, G.W., Mehlum, F., Karlsen, H.E., Andresen, Ø. & Parker, H. (1991) Energy cost during incubation and thermoregulation in the female common eider *Somateria mollissima*. *Norsk Polarinstitutt Skrifter*, **195**, 51-62.
- Gaillard, J.M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N., Loison, A. & Toigo, C. (2000) Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 367-393.
- Gaillard, J.M., Pontier, D., Allaine, D., Lebreton, J., Trouvilliez, J. & Clobert, J. (1989) An analysis of demographic tactics in birds and mammals. *Oikos*, 59-76.
- Gaillard, J.M. & Yoccoz, N.G. (2003) Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology*, **84**, 3294-3306.
- Gaston, K.J. (2005) Biodiversity and extinction: species and people. *Progress in Physical Geography*, **29**, 239-247.
- Genovart, M., Sanz-Aguilar, A., Fernández-Chacón, A., Igual, J.M., Pradel, R., Forero, M.G. & Oro, D. (2013) Contrasting effects of climatic variability on the demography of a trans-equatorial migratory seabird. *Journal of Animal Ecology*, **82**, 121-130.
- Gibson, G. & Wagner, G. (2000) Canalization in evolutionary genetics: a stabilizing theory? *BioEssays*, **22**, 372-380.
- Gilchrist, H.G. & Robertson, G.J. (2000) Observations of marine birds and mammals wintering at polynyas and ice edges in the Belcher Islands, Nunavut, Canada. *Arctic*, 61-68.
- Gillett, N.P., Graf, H.F. & Osborn, T.J. (2003) Climate change and the North Atlantic oscillation. *The North Atlantic oscillation: climatic significance and environmental impact*, 193-209.

- Gilliland, S.G., Gilchrist, H.G., Rockwell, R.F., Robertson, G.J., Savard, J.-P.L., Merkel, F. & Mosbech, A. (2009) Evaluating the sustainability of harvest among northern common eiders *Somateria mollissima borealis* in Greenland and Canada. *Wildlife Biology*, **15**, 24-36.
- Gorman, M.L. & Milne, H. (1971) Seasonal changes in the adrenal steroid tissue of the common eider *somateria mollissima* and its relation to organic metabolism in normal and oil-polluted birds. *Ibis*, **113**, 218-228.
- Gossett, W.S. (1908) Student. *Biometrika*, **6**, 1.
- Goudie, R.I., Roberston, G. & Reed, A. (2000) Common Eider(*Somateria mollissima*). *The Birds of North America*, 32.
- Grosbois, V., Gimenez, O., Gaillard, J.M., Pradel, R., Barbraud, C., Clobert, J., Møller, A. & Weimerskirch, H. (2008) Assessing the impact of climate variation on survival in vertebrate populations. *Biological Reviews*, **83**, 357-399.
- Grosbois, V. & Thompson, P.M. (2005) North Atlantic climate variation influences survival in adult fulmars. *Oikos*, **109**, 273-290.
- Guéry, L., Descamps, S., Pradel, R., Hanssen, S., Erikstad, K., Gabrielsen, G., Gilchrist, H. & Bêty, J. (2017) Hidden survival heterogeneity of three Common eider populations in response to climate fluctuations. *Journal of Animal Ecology*.
- Guillemette, M., Ydenberg, R.C. & Himmelman, J.H. (1992) The role of energy intake rate in prey and habitat selection of common eiders *Somateria mollissima* in winter: a risk-sensitive interpretation. *Journal of Animal Ecology*, 599-610.
- Morrison, G.R., Davidson, N.C. & Wilson, J.R. (2007) Survival of the fattest: body stores on migration and survival in red knots *Calidris canutus islandica*. *Journal of Avian Biology*, **38**, 479-487.
- Hallett, T., Coulson, T., Pilkington, J., Clutton-Brock, T., Pemberton, J. & Grenfell, B. (2004) Why large-scale climate indices seem to predict ecological processes better than local weather. *Nature*, **430**, 71-75.

- Hanssen, S.A., Gabrielsen, G.W., Bustnes, J.O., Bråthen, V.S., Skottene, E., Fenstad, A.A., Strøm, H., Bakken, V., Phillips, R.A. & Moe, B. (2016) Migration strategies of common eiders from Svalbard: implications for bilateral conservation management. *Polar Biology*, **39**, 2179-2188.
- Haramis, G., Nichols, J., Pollock, K. & Hines, J. (1986) The relationship between body mass and survival of wintering canvasbacks. *The Auk*, 506-514.
- Hario, M. (1983) Weight loss of incubating female eiders. *Suomen Riista*, **30**, 28-33.
- Hario, M., Mazerolle, M.J. & Saurola, P. (2009) Survival of female common eiders *Somateria m. mollissima* in a declining population of the northern Baltic Sea. *Oecologia*, **159**, 747-756.
- Harris, M.P., Anker-Nilssen, T., McCleery, R.H., Erikstad, K.E., Shaw, D.N. & Grosbois, V. (2005) Effect of wintering area and climate on the survival of adult Atlantic puffins *Fratercula arctica* in the eastern Atlantic. *Marine Ecology Progress Series*, **297**.
- Harvell, C.D., Mitchell, C.E., Ward, J.R., Altizer, S., Dobson, A.P., Ostfeld, R.S. & Samuel, M.D. (2002) Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science*, **296**, 2158-2162.
- Hawkins, P., Butler, P., Woakes, A. & Speakman, J. (2000) Estimation of the rate of oxygen consumption of the common eider duck (*Somateria mollissima*), with some measurements of heart rate during voluntary dives. *Journal of Experimental biology*, **203**, 2819.
- Heath, J.P. & Gilchrist, H.G. (2010) When foraging becomes unprofitable: energetics of diving in tidal currents by common eiders wintering in the Arctic. *Marine Ecology Progress Series*, **403**, 279-290.
- Heath, J.P., Gilchrist, H.G. & Ydenberg, R.C. (2006) Regulation of stroke pattern and swim speed across a range of current velocities: diving by common eiders wintering in polynyas in the Canadian Arctic. *Journal of Experimental biology*, **209**, 3974-3983.



- Henkel, L.A. (2006) Effect of water clarity on the distribution of marine birds in nearshore waters of Monterey Bay, California. *Journal of Field Ornithology*, **77**, 151-156.
- Hill, R.A., Barrett, L., Gaynor, D., Weingrill, T., Dixon, P., Payne, H. & Henzi, S.P. (2003) Day length, latitude and behavioural (in)flexibility in baboons (*Papio cynocephalus ursinus*). *Behavioral Ecology Sociobiology*, **53**, 278-286.
- Hines, J.E. & Sauer, J.R. (1989) Program CONTRAST--a general program for the analysis of several survival or recovery rate estimates. US Fish and Wildlife Service.
- Hodges, K.I. (1994) A general method for tracking analysis and its application to meteorological data. *Monthly Weather Review*, **122**, 2573-2586.
- Hodges, K.I., Lee, R.W. & Bengtsson, L. (2011) A comparison of extratropical cyclones in recent reanalyses ERA-Interim, NASA MERRA, NCEP CFSR, and JRA-25. *Journal of Climate*, **24**, 4888-4906.
- Hoskins, B.J. & Hodges, K.I. (2002) New perspectives on the Northern Hemisphere winter storm tracks. *Journal of the Atmospheric Sciences*, **59**, 1041-1061.
- Houghton, J.T. (2001) *Climate change 2001: the scientific basis*. Cambridge University Press Cambridge.
- Hovinen, J.E., Welcker, J., Descamps, S., Strøm, H., Jerstad, K., Berge, J. & Steen, H. (2014) Climate warming decreases the survival of the little auk (*Alle alle*), a high Arctic avian predator. *Ecology and evolution*, **4**, 3127-3138.
- Hoyo, J.d., Elliott, A. & Sargatal, J. (1992) Handbook of the Birds of the World Vol. 1. *Lynx Edicions/Birdlife International*.
- Høyvik Hilde, C., Pélabon, C., Guéry, L., Gabrielsen, G.W. & Descamps, S. (2016) Mind the wind: microclimate effects on incubation effort of an arctic seabird. *Ecology and evolution*.
- Hughes, L. (2000) Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution*, **15**, 56-61.

- Humphries, M.M., Thomas, D.W. & Speakman, J.R. (2002) Climate-mediated energetic constraints on the distribution of hibernating mammals. *Nature*, **418**, 313-316.
- Hurrell, J.W. & Dickson, R.R. (2004) Climate variability over the North Atlantic. *Marine ecosystems and climate variation: the North Atlantic: a comparative perspective*, 15.
- Hurrell, J.W., Kushnir, Y., Ottersen, G. & Visbeck, M. (2003) *An overview of the North Atlantic oscillation*. Wiley Online Library.
- Ioannidis, J.P. (2005) Why most published research findings are false. *PLoS med*, **2**, e124.
- Jenouvrier, S. (2013) Impacts of climate change on avian populations. *Global Change Biology*, **19**, 2036-2057.
- Jenouvrier, S., Barbraud, C. & Weimerskirch, H. (2003) Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 576-587.
- Jenouvrier, S., Barbraud, C. & Weimerskirch, H. (2005) Long-term contrasted responses to climate of two Antarctic seabird species. *Ecology*, **86**, 2889-2903.
- Jenouvrier, S., Caswell, H., Barbraud, C., Holland, M., Strøve, J. & Weimerskirch, H. (2009a) Demographic models and IPCC climate projections predict the decline of an emperor penguin population. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 1844.
- Jenouvrier, S., Péron, C. & Weimerskirch, H. (2015) Extreme climate events and individual heterogeneity shape life-history traits and population dynamics. *Ecological Monographs*, **85**, 605-624.
- Jenouvrier, S., Thibault, J.-C., Viallefont, A., Vidal, P., Ristow, D., Mougin, J.-L., Brichetti, P., Borg, J.J. & Bretagnolle, V. (2009b) Global climate patterns explain range-wide synchronicity in survival of a migratory seabird. *Global Change Biology*, **15**, 268-279.

- Jenssen, B.M., Ekker, M. & Bech, C. (1989) Thermoregulation in winter-acclimatized common eiders (*Somateria mollissima*) in air and water. *Canadian Journal of Zoology*, **67**, 669-673.
- Johnsgard, P.A. (1978) *Ducks, geese, and swans of the world*. University of Nebraska Press Lincoln.
- Jolly, G.M. (1965) Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika*, **52**, 225-247.
- Jones, S.C., Harr, P.A., Abraham, J., Bosart, L.F., Bowyer, P.J., Evans, J.L., Hanley, D.E., Hanstrum, B.N., Hart, R.E. & Lalaurette, F. (2003) The extratropical transition of tropical cyclones: Forecast challenges, current understanding, and future directions. *Weather and Forecasting*, **18**, 1052-1092.
- Jonsson, J.E., Gardarsson, A., Gill, J.A., Petersen, A. & Gunnarsson, T.G. (2009) Seasonal weather effects on the common eider, a subarctic capital breeder, in Iceland over 55 years. *Climate Research*, **38**, 237-248.
- Kear, J. (2005) *Ducks, geese and swans: species accounts (Cairina to Mergus)*. Oxford University Press.
- Kendall, B.E., Fox, G.A., Fujiwara, M. & Nogeire, T.M. (2011) Demographic heterogeneity, cohort selection, and population growth. *Ecology*, **92**, 1985-1993.
- Kramer, M.H., Paparozzi, E.T. & Stroup, W.W. (2016) Statistics in a Horticultural Journal: Problems and Solutions. *HortTechnology*, **26**, 558-564.
- Laursen, K. & Møller, A.P. (2016) Your tools disappear when you stop eating: phenotypic variation in gizzard mass of eiders. *Journal of zoology*, **299**, 213-220.
- Le Bohec, C., Durant, J.M., Gauthier-Clerc, M., Stenseth, N.C., Park, Y.H., Pradel, R., Grémillet, D., Gendner, J.P. & Le Maho, Y. (2008) King penguin population threatened by Southern Ocean warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 2493.

- Lebreton, J. & Pradel, R. (2002) Multistate recapture models: modelling incomplete individual histories. *Journal of Applied Statistics*, **29**, 353-369.
- Lebreton, J.D., Burnham, K.P., Clobert, J. & Anderson, D.R. (1992) Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, **62**, 67-118.
- Lebreton, J.D., Nichols, J.D., Barker, R.J., Pradel, R. & Spendelov, J.A. (2009) Modeling individual animal histories with multistate capture-recapture models. *Advances in ecological research*, **41**, 87-173.
- Lehikoinen, A., Kilpi, M. & Öst, M. (2006) Winter climate affects subsequent breeding success of common eiders. *Global Change Biology*, **12**, 1355-1365.
- Lescroël, A., Dugger, K.M., Ballard, G. & Ainley, D.G. (2009) Effects of individual quality, reproductive success and environmental variability on survival of a long-lived seabird. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 798-806.
- Lindstrom, J. (1999) Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 343-348.
- Lloyd-Smith, J.O., Schreiber, S.J., Kopp, P.E. & Getz, W.M. (2005) Superspreading and the effect of individual variation on disease emergence. *Nature*, **438**, 355-359.
- Loison, A., Langvatn, R. & Solberg, E.J. (1999) Body mass and winter mortality in red deer calves: disentangling sex and climate effects. *Ecography*, **22**, 20-30.
- Łomnicki, A. (1978) Individual differences between animals and the natural regulation of their numbers. *The Journal of Animal Ecology*, 461-475.
- Łomnicki, A. (1980) Regulation of population density due to individual differences and patchy environment. *Oikos*, 185-193.
- Love, O.P., Gilchrist, H.G., Descamps, S., Semeniuk, C.A.D. & Bety, J. (2010) Pre-laying climatic cues can time reproduction to optimally match offspring hatching and ice conditions in an Arctic marine bird. *Oecologia*, **164**, 277-286.

- MacKenzie, D.I. (2006) *Occupancy estimation and modeling: inferring patterns and dynamics of species occurrence*. Academic Press.
- MacLeod, C.D., Bannon, S.M., Pierce, G.J., Schweder, C., Learmonth, J.A., Herman, J.S. & Reid, R.J. (2005) Climate change and the cetacean community of north-west Scotland. *Biological Conservation*, **124**, 477-483.
- Madge, S. & Burn, H. (1988) *Waterfowl: an identification guide to the ducks, geese, and swans of the world*. Houghton Mifflin.
- Madsen, F.J. (1954) *On the food habits of the diving ducks in Denmark*.
- Mailier, P.J., Stephenson, D.B., Ferro, C.A. & Hodges, K.I. (2006) Serial clustering of extratropical cyclones. *Monthly Weather Review*, **134**, 2224-2240.
- Martínez-Jauregui, M., San miguel-ayanz, A., Mysterud, A., Rodríguez-vigal, C., Clutton-brock, T., Langvatn, R. & Coulson, T. (2009) Are local weather, NDVI and NAO consistent determinants of red deer weight across three contrasting European countries? *Global Change Biology*, **15**, 1727-1738.
- McCarty, J.P. (2001) Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology*, **15**, 320-331.
- McFadden, D. (1968) The revealed preferences of a government bureaucracy, Department of Economics. *University of California, Berkeley, California, unpublished*.
- McWilliams, S.R., Guglielmo, C., Pierce, B. & Klaassen, M. (2004) Flying, fasting, and feeding in birds during migration: a nutritional and physiological ecology perspective. *Journal of Avian Biology*, **35**, 377-393.
- Menge, B.A., Chan, F. & Lubchenco, J. (2008) Response of a rocky intertidal ecosystem engineer and community dominant to climate change. *Ecology Letters*, **11**, 151-162.
- Mesquita, M.d.S., Erikstad, K.E., Sandvik, H., Barrett, R.T., Reiertsen, T.K., Anker-Nilssen, T., Hodges, K.I. & Bader, J. (2015) There is more to climate than the North Atlantic Oscillation: a new perspective from climate dynamics to explain the variability in population growth rates of a long-lived seabird.

- Moreno, J. & Møller, A.P. (2011) Extreme climatic events in relation to global change and their impact on life histories. *Current Zoology*, **57**, 375-389.
- Morrisette, M., Bêty, J., Gauthier, G., Reed, A. & Lefebvre, J. (2010) Climate, trophic interactions, density dependence and carry-over effects on the population productivity of a migratory Arctic herbivorous bird. *Oikos*, **119**, 1181-1191.
- Mosbech, A., Gilchrist, G., Merkel, F., Sonne, C., Flagstad, A. & Nyegaard, H. (2006a) Year-round movements of Northern Common Eiders *Somateria mollissima borealis* breeding in Arctic Canada and West Greenland followed by satellite telemetry. *Ardea*, **94**, 651-665.
- Nelder, J.A. & Baker, R.J. (1972) Generalized linear models. *Encyclopedia of statistical sciences*.
- Nevoux, M., Barbraud, J.C. & Barbraud, C. (2008) Nonlinear impact of climate on survival in a migratory white stork population. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 1143-1152.
- Newton, I. (1998) *Population limitation in birds*. Academic Pr.
- Newton, I. (2007) Weather-related mass-mortality events in migrants. *Ibis*, **149**, 453-467.
- Nichols, J.D. & Kendall, W.L. (1995) The use of multi-state capture-recapture models to address questions in evolutionary ecology. *Journal of Applied Statistics*, **22**, 835-846.
- Nieuwenhuis, S., Forstmann, B.U. & Wagenmakers, E.-J. (2011) Erroneous analyses of interactions in neuroscience: a problem of significance. *Nature neuroscience*, **14**, 1105-1107.
- Norris, D.R., Marra, P.P., Kyser, T.K., Sherry, T.W. & Ratcliffe, L.M. (2004) Tropical winter habitat limits reproductive success on the temperate breeding grounds in a migratory bird. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **271**, 59-64.

- Oro, D. (2016) Seabirds and climate: knowledge, pitfalls, and opportunities. *Climate Change and Marine Top Predators*, 8.
- Ottersen, G. & Loeng, H. (2000) Covariability in early growth and year-class strength of Barents Sea cod, haddock, and herring: the environmental link. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, **57**, 339-348.
- Ottersen, G., Planque, B., Belgrano, A., Post, E., Reid, P.C. & Stenseth, N.C. (2001) Ecological effects of the North Atlantic oscillation. *Oecologia*, **128**, 1-14.
- Parker, H. & Holm, H. (1990) Patterns of nutrient and energy expenditure in female common eiders nesting in the high arctic. *The Auk*, 660-668.
- Parmesan, C. & Yohe, G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, **421**, 37-42.
- Péron, G., Crochet, P.A., Choquet, R., Pradel, R., Lebreton, J.D. & Gimenez, O. (2010) Capture–recapture models with heterogeneity to study survival senescence in the wild. *Oikos*, **119**, 524-532.
- Pfister, C.A. (1998) Patterns of variance in stage-structured populations: evolutionary predictions and ecological implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **95**, 213.
- Pike, D.A. & Stiner, J.C. (2007) Sea turtle species vary in their susceptibility to tropical cyclones. *Oecologia*, **153**, 471-478.
- Pledger, S., Pollock, K.H. & Norris, J.L. (2003) Open Capture-Recapture Models with Heterogeneity: I. Cormack-Jolly-Seber Model. *Biometrics*, **59**, 786-794.
- Post, E. & Forchhammer, M.C. (2002) Synchronization of animal population dynamics by large-scale climate. *Nature*, **420**, 168-171.
- Powell, L.A. (2007) Approximating variance of demographic parameters using the delta method: a reference for avian biologists. *The Condor*, **109**, 949-954.
- Pradel, R. (1993) Flexibility in survival analysis from recapture data: handling trap-dependence. *Marked individuals in the study of bird population*, 29-37.

- Pradel, R. (2005) Multievent: an extension of multistate capture–recapture models to uncertain states. *Biometrics*, **61**, 442-447.
- Pradel, R., Choquet, R., Lima, M.A., Merritt, J. & Crespin, L. (2010) Estimating population growth rate from capture–recapture data in presence of capture heterogeneity. *Journal of agricultural, biological, and environmental statistics*, **15**, 248-258.
- Pradel, R., Gimenez, O. & Lebreton, J.-D. (2005) Principles and interest of GOF tests for multistate capture–recapture models. *Animal Biodiversity and Conservation*, **28**, 189-204.
- Pradel, R., Hines, J.E., Lebreton, J.-D. & Nichols, J.D. (1997) Capture-recapture survival models taking account of transients. *Biometrics*, 60-72.
- Pradel, R. & Lebreton, J.-D. (1999) Comparison of different approaches to the study of local recruitment of breeders. *Bird Study*, **46**, S74-S81.
- Ratcliffe, N., Newton, S., Morrison, P., Merne, O., Cadwallender, T. & Frederiksen, M. (2008) Adult survival and breeding dispersal of roseate terns within the northwest European metapopulation. *Waterbirds*, **31**, 320-329.
- Ravn Merkel, F., Mosbech, A., Boertmann, D. & Grøndahl, L. (2002) Winter seabird distribution and abundance off south-western Greenland, 1999. *Polar Research*, **21**, 17-36.
- Raynor, E.J., Pierce, A.R., Owen, T.M., Leumas, C.M. & Rohwer, F.C. (2013) Short-term demographic responses of a coastal waterbird community after two major hurricanes. *Waterbirds*, **36**, 88-93.
- Réale, D., Garant, D., Humphries, M.M., Bergeron, P., Careau, V. & Montiglio, P.-O. (2010) Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **365**, 4051-4063.
- Reinhart, A. (2015) *Statistics Done Wrong: The Woefully Complete Guide*. No Starch Press.
- Remmert, H. (1980) *Arctic animal ecology*. Springer Science & Business Media.



- Reusch, T.B.H. & Chapman, A.R.O. (1995) Storm effects on eelgrass (< i> *Zostera marina*</i> L.) and blue mussel (< i> *Mytilus edulis*</i> L.) beds. *Journal of experimental marine biology and ecology*, **192**, 257-271.
- Reyer, C.P., Leuzinger, S., Rammig, A., Wolf, A., Bartholomeus, R.P., Bonfante, A., de Lorenzi, F., Dury, M., Gloning, P. & Abou Jaoudé, R. (2013) A plant's perspective of extremes: terrestrial plant responses to changing climatic variability. *Global Change Biology*, **19**, 75-89.
- Reynolds, T.J., Harris, M.P., King, R., Swann, R.L., Jardine, D.C., Frederiksen, M. & Wanless, S. (2011) Among-colony synchrony in the survival of Common Guillemots *Uria aalge* reflects shared wintering areas. *Ibis*.
- Richardson, L.L. & LeDrew, E.F. (2006) *Remote sensing of aquatic coastal ecosystem processes*. Springer.
- Riley, S.P., Hadidian, J. & Manski, D.A. (1998) Population density, survival, and rabies in raccoons in an urban national park. *Canadian Journal of Zoology*, **76**, 1153-1164.
- Rind, D., Goldberg, R. & Ruedy, R. (1989) Change in climate variability in the 21st century. *Climatic change*, **14**, 5-37.
- Roberts, J., Champion, A., Dawkins, L., Hodges, K., Shaffrey, L., Stephenson, D., Stringer, M., Thornton, H. & Youngman, B. (2014) The XWS open access catalogue of extreme European windstorms from 1979 to 2012.
- Robertson, G.J. & Gilchrist, H.G. (1998) Evidence of population declines among common eiders breeding in the Belcher Islands, Northwest Territories. *Arctic*, 378-385.
- Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosenzweig, C. & Pounds, J.A. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, **421**, 57-60.
- Sæther, B.E. (1988) Pattern of covariation between life-history traits of European birds.

- Sæther, B.E. & Bakke, Ø. (2000) Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology*, **81**, 642-653.
- Sæther, B.E., Tufto, J., Engen, S., Jerstad, K., Røstad, O. & Skåtan, J. (2000) Population dynamical consequences of climate change for a small temperate songbird. *Science*, **287**, 854.
- Sagarin, R.D., Barry, J.P., Gilman, S.E. & Baxter, C.H. (1999) Climate-related change in an intertidal community over short and long time scales. *Ecological Monographs*, **69**, 465-490.
- Sandvik, H., Coulson, T. & SÆTHER, B.E. (2008) A latitudinal gradient in climate effects on seabird demography: results from interspecific analyses. *Global Change Biology*, **14**, 703-713.
- Sandvik, H., Erikstad, K.E., Barrett, R.T. & Yoccoz, N.G. (2005) The effect of climate on adult survival in five species of North Atlantic seabirds. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 817-831.
- Sanino, G.P. & Van Waerebeek, K. (2008) A note on the southern distribution range of inshore and offshore common bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in the Southeast Pacific. Final report. *IWC SC/60/SM18*.
- Sarafanov, A. (2009) On the effect of the North Atlantic Oscillation on temperature and salinity of the subpolar North Atlantic intermediate and deep waters. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, **66**, 1448-1454.
- Sauer, J.R. & Hines, J.E. (1989) Testing for differences among survival or recovery rates using program CONTRAST. *Wildlife Society Bulletin*, **17**, 549-550.
- Schär, C., Vidale, P.L., Lüthi, D., Frei, C., Häberli, C., Liniger, M.A. & Appenzeller, C. (2004) The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature*, **427**, 332-336.
- Schaub, M., Hirschheydt, J. & Gruebler, M. U. (2015) Differential contribution of demographic rate synchrony to population synchrony in barn swallows. *Journal of Animal Ecology*, **84**, 1530-1541.

- Schreiber, E. A. (2001). Climate and weather effects on seabirds. *Biology of marine birds*, 179-207.
- Schultner, J., Kitaysky, A., Gabrielsen, G., Hatch, S. & Bech, C. (2013) Differential reproductive responses to stress reveal the role of life-history strategies within a species. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **280**, 20132090.
- Seber, G.A. (1965) A note on the multiple-recapture census. *Biometrika*, **52**, 249-259.
- Sedinger, J.S., Schamber, J.L., Ward, D.H., Nicolai, C.A. & Conant, B. (2011) Carryover effects associated with winter location affect fitness, social status, and population dynamics in a long-distance migrant. *The American Naturalist*, **178**, E110-E123.
- Shipley, B. (2016) *Cause and Correlation in Biology: A User's Guide to Path Analysis, Structural Equations and Causal Inference with R*. Cambridge University Press.
- Sillett, T.S., Holmes, R.T. & Sherry, T.W. (2000) Impacts of a global climate cycle on population dynamics of a migratory songbird. *Science*, **288**, 2040-2042.
- Sonsthagen, S.A., Talbot, S.L., Lanctot, R.B., Scribner, K.T. & McCracken, K.G. (2009) Hierarchical spatial genetic structure of Common Eiders (*Somateria mollissima*) breeding along a migratory corridor. *The Auk*, **126**, 744-754.
- Sorteberg, A., Kvamstø, N.G. & Byrkjedal, Ø. (2005) Wintertime nordic seas cyclone variability and its impact on oceanic volume transports into the Nordic Seas. *The Nordic Seas: An integrated Perspective*, 137-156.
- Sprung, M. (1984) Physiological energetics of mussel larvae (*Mytilus edulis*). I. Shell growth and biomass. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, **17**, 283-293.
- Stearns, S.C. (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press Oxford.
- Steel, E.A., Kennedy, M.C., Cunningham, P.G. & Stanovick, J.S. (2013) Applied statistics in ecology: common pitfalls and simple solutions. *Ecosphere*, **4**, 1-13.

- Stenseth, N.C. (2004) *Marine ecosystems and climate variation: the North Atlantic: a comparative perspective*. Oxford University Press, USA.
- Stenseth, N.C. & Mysterud, A. (2005) Weather packages: finding the right scale and composition of climate in ecology. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 1195-1198.
- Stenseth, N.C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Chan, K.S. & Lima, M. (2002) Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, **297**, 1292.
- Stenseth, N.C., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Mysterud, A., Lima, M., Chan, K.S., Yoccoz, N.G. & Ådlandsvik, B. (2003) Review article. Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Nino Southern Oscillation and beyond. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **270**, 2087-2096.
- Stocker, T. F., Qin, D., Plattner, G. K., Tignor, M., Allen, S. K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V. & Midgley, P. M. (2013). Climate change 2013: the physical science basis. Intergovernmental panel on climate change, working group I contribution to the IPCC fifth assessment report (AR5). *New York*.
- Straile, D. & Stenseth, N.C. (2007) The North Atlantic Oscillation and ecology: links between historical time-series, and lessons regarding future climate warming. *Climate Research*, **34**, 259-262.
- Sukhotin, A., Abele, D. & Pörtner, H.-O. (2006) Ageing and metabolism of *Mytilus edulis*: populations from various climate regimes. *Journal of Shellfish Research*, **25**, 893-899.
- Swennen, C. (1989) Gull predation upon eider *Somateria mollissima* ducklings: Destruction or elimination of the unfit? *Ardea*, **77**, 21-45.
- Tate, G.J., Bishop, J.M. & Amar, A. (2016) Differential foraging success across a light level spectrum explains the maintenance and spatial structure of colour morphs in a polymorphic bird. *Ecology Letters*, **19**, 679-686.
- Team, R.C. (2015) R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria; 2015.

- Thompson, P.M. & Grosbois, V. (2002) Effects of climate variation on seabird population dynamics. *Directions in Science*, **1**, 51-52.
- Thomsen, M.S., Wernberg, T. & Kendrick, G.A. (2004) The effect of thallus size, life stage, aggregation, wave exposure and substratum conditions on the forces required to break or dislodge the small kelp *Ecklonia radiata*. *Botanica Marina*, **47**, 454-460.
- Tyler, N.J. (2010) Climate, snow, ice, crashes, and declines in populations of reindeer and caribou (*Rangifer tarandus* L.). *Ecological Monographs*, **80**, 197-219.
- Ulbrich, U., Leckebusch, G. & Pinto, J.G. (2009) Extra-tropical cyclones in the present and future climate: a review. *Theoretical and Applied Climatology*, **96**, 117-131.
- Van de Pol, M., Jenouvrier, S., Cornelissen, J. H. & Visser, M. E. (2017). Behavioural, ecological and evolutionary responses to extreme climatic events: challenges and directions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **372**: 20160134.
- Varennnes, E., Hanssen, S.A., Bonardelli, J.C. & Guillemette, M. (2015) A large molluscivore bird (Common Eider, *Somateria mollissima*) is able to discriminate quality of blue mussels (*Mytilus edulis*) based on size and provenance. *Canadian Journal of Zoology*, **93**, 655-663.
- Vaupel, J.W., Manton, K.G. & Stallard, E. (1979) The impact of heterogeneity in individual frailty on the dynamics of mortality. *Demography*, **16**, 439-454.
- Ver Hoef, J.M. (2012) Who invented the delta method? *The American Statistician*, **66**, 124-127.
- Vindenes, Y., Engen, S. & Sæther, B.E. (2008) Individual heterogeneity in vital parameters and demographic stochasticity. *The American Naturalist*, **171**, 455-467.
- Visser, M.E., Adriaansen, F., van Balen, J.H., Blondel, J., Dhondt, A.A., van Dongen, S., du Feu, C., Ivankina, E.V., Kerimov, A.B., de Laet, J., Matthysen, E., McCleery, R., Orell, M. & Thomson, D.L. (2003) Variable responses to large-

- scale climate change in European Parus populations. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **270**, 367-372.
- Wakeley, J.S. & Mendall, H.L. (1976) Migrational Homing and Survival of Adult Female Elders in Maine. *The Journal of Wildlife Management*, 15-21.
- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O. & Bairlein, F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389-395.
- Waltho, C. & Coulson, J. (2015) *The common eider*. Bloomsbury Publishing.
- Wang, D. (1986) Use of statistics in ecology. *Bulletin of the Ecological Society of America*, **67**, 10-12.
- Wang, X.L., Feng, Y., Compo, G., Swail, V., Zwiers, F., Allan, R. & Sardeshmukh, P. (2013) Trends and low frequency variability of extra-tropical cyclone activity in the ensemble of twentieth century reanalysis. *Climate Dynamics*, **40**, 2775-2800.
- Webster, M.S., Marra, P.P., Haig, S.M., Bensch, S. & Holmes, R.T. (2002) Links between worlds: unraveling migratory connectivity. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 76-83.
- Weimerskirch, H. (2001) Seabird demography and its relationship with the marine environment. *CRC Marine Biology Series*, **1**.
- White, G.C. & Burnham, K.P. (1999) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, **46**, S120-S139.
- Wikelski, M., Tarlow, E.M., Raim, A., Diehl, R.H., Larkin, R.P. & Visser, G.H. (2003) Avian metabolism: costs of migration in free-flying songbirds. *Nature*, **423**, 704-704.
- Williams, B.K., Nichols, J.D. & Conroy, M.J. (2002) *Analysis and management of animal populations*. Academic Press.
- Wilson, A.J. & Nussey, D.H. (2010) What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**, 207-214.

- Wilson, R.P., Ducamp, J., Rees, W., Culik, B. & Niekamp, K. (1992) Estimation of location: global coverage using light intensity. *Wildlife telemetry: remote monitoring and tracking of animals*, 131-134.
- Wooller, R., Bradley, J. & Croxall, J.P. (1992) Long-term population studies of seabirds. *Trends in Ecology & Evolution*, **7**, 111-114.
- Wright, S. (1934) The method of path coefficients. *The annals of mathematical statistics*, **5**, 161-215.
- Zammuto, R.M. (1986) Life histories of birds: clutch size, longevity, and body mass among North American game birds. *Canadian Journal of Zoology*, **64**, 2739-2749.
- Zappa, G., Shaffrey, L. & Hodges, K. (2014) Can polar lows be objectively identified and tracked in the ECMWF operational analysis and the ERA-Interim reanalysis? *Monthly Weather Review*, **142**, 2596-2608.
- Zipkin, E.F., Gardner, B., Gilbert, A.T., O'Connell, A.F., Royle, J.A. & Silverman, E.D. (2010) Distribution patterns of wintering sea ducks in relation to the North Atlantic Oscillation and local environmental characteristics. *Oecologia*, **163**, 893-902.